

Tesis doctoral

**Patrones de alimentación y reconstrucción de la dieta de  
juveniles y adultos de atún rojo (*Thunnus thynnus*, L. 1758)  
en el Mediterráneo occidental: análisis de contenidos  
estomacales e isótopos estables**

Joan Miquel Sorell Barón

Universidad de Cádiz

Facultad de Ciencias del Mar y Ambientales

Departamento de Biología

Puerto Real, 2017



**Patrones de alimentación y reconstrucción de la dieta de  
juveniles y adultos de atún rojo (*Thunnus thynnus*, L. 1758)  
en el Mediterráneo occidental: análisis de contenidos  
estomacales e isótopos estables**

Memoria presentada por D. Joan Miquel Sorell Barón para optar al grado de Doctor por  
la Universidad de Cádiz.

Fdo. Joan Miquel Sorell Barón

Directores:

Dr. José Luis Varela Fuentes

Investigador posdoctoral

Universidad de Cádiz

Dr. Antonio Medina Guerrero

Catedrático de Zoología

Universidad de Cádiz



Dr. JOSÉ LUIS VARELA FUENTES y Dr. ANTONIO MEDINA GUERRERO, investigador posdoctoral y Catedrático del Departamento de Biología de la Facultad de Ciencias de Mar y Ambientales de la Universidad de Cádiz, respectivamente,

HACEN COSTAR:

Que el trabajo recogido en la presente memoria de Tesis Doctoral, titulada “Patrones de alimentación y reconstrucción de la dieta de juveniles y adultos de atún rojo (*Thunnus thynnus*, L. 1758) en el Mediterráneo occidental: análisis de contenidos estomacales e isótopos estables”, presentado por el licenciado en Ciencias del Mar D. Joan Miquel Sorell Barón para optar al Grado de Doctor en Ciencias del Mar, ha sido realizado bajo nuestra dirección y autorizamos su presentación y defensa.

Para que así conste a los efectos oportunos firmamos la presente tesis doctoral en Puerto Real a

Fdo. José Luis Varela Fuentes

Fdo. Antonio Medina Guerreiro



### *Apoyo institucional*

La presente Tesis Doctoral ha sido realizada en el Departamento de Biología de la Facultad de Ciencias del Mar y Ambientales de la Universidad de Cádiz bajo la dirección de los doctores José Luis Varela Fuente y Antonio Medina Guerrero.

Este estudio ha sido posible gracias a una beca predoctoral (BES-2012-058472) para la Formación de Personal Investigador (PFI) concedida por el Ministerio de Economía y Competitividad a Joan Miquel Sorell Barón durante el período comprendido entre diciembre de 2013 y noviembre de 2016, y adscrita al proyecto de investigación (MICINN, CTM2011-29525-C04-01).

El presente trabajo se ha realizado con la ayuda económica recibida a través de varios proyectos de investigación concedidos a organismos públicos de carácter local, nacional y europeo:

- Características reproductivas y evaluación del potencial reproductor del stock de atún rojo en el área de cría de Baleares (ATAME). Ministerio de Economía y Competitividad. Referencia: CTM2011-29525-C04.
- Ciclo vital y dinámica espacial del atún rojo alrededor de la península ibérica (ACEITUNA). Ministerio de Economía y Competitividad. Referencia: CTM2011-27505.

- Biología trófica del atún rojo (*Thunnus thynnus*) en dos zonas costeras del Atlántico occidental y oriental: Nueva Escocia y Estrecho de Gibraltar. Proyecto aprobado por el programa Andalucía Talent Hub de la Agencia Andaluza del Conocimiento de la Junta de Andalucía y cofinanciado por el Séptimo Programa Marco de la Comunidad Europea, Acciones Marie Skłodowska-Curie (COFUND – Acuerdo nº 291780) y por la Consejería de Economía, Innovación, Ciencia y Empleo de la Junta de Andalucía.
- Mejoras nutricionales en la producción de juveniles de atún rojo atlántico (*Thunnus thynnus* L.): Aspectos Básicos y Moleculares (NUTRITUNA). Ministerio de Economía y Competitividad: AGL2014-52003-C2-1-R.

Agradecemos enormemente la colaboración de organismos que han aportado asistencia técnica y han proporcionado muestras y datos biológicos: Centro Tecnológico Experto en Innovación Marina y Alimentaria (AZTI), Instituto Español de Oceanografía (IEO) C.O. Baleares, Cádiz, Málaga y Murcia, Unidad de Técnicas Instrumentales de análisis en los Servicios de Apoyo a la Investigación en la Universidad de Coruña, Unidad Analítica del Servicio de Isótopos Estables de la Universidad de California en Davis y Servicio General de Análisis de Isótopos Estables de la Universidad de Salamanca.



## *Agradecimientos*

Al fin, aunque parezca increíble, esta etapa se está acabando. Hay muchas personas a las que me gustaría agradecer su cariño, apoyo y consejos que me han ayudado tanto en esta magnífica travesía...

Ante todo me gustaría dar las gracias a mis directores Antonio y José Luis. Gracias por todo lo que me habéis enseñado y ayudado, y no solo estos últimos cuatro años, sino desde que nos conocemos. Todo empezó con una magnífica charla científica de Antonio sobre la reproducción del atún rojo cuando yo todavía estaba en tercero de Ciencias del Mar. Antonio, no solo despertaste mi inquietud científica, sino que desde el primer día (el día siguiente a la charla) me has ayudado desinteresadamente y gracias a ti he podido llegar hasta aquí. A Varela por introducirme y enseñarme todo lo que se sobre biología trófica, gracias por tus consejos y ayuda. Gracias a ambos por estar siempre ahí y darme vuestro apoyo, que sin él, esto seguro que no llega a buen puerto. Vuestras enseñanzas y consejos me han permitido ser mejor persona y amar un poco más este trabajo.

A los compañeros de laboratorio, Agustín, Guille, Belín, Ana, Blanca...que me han brindado todo su apoyo, ayuda y cariño. A Agustín, gracias por los consejos y la energía positiva que me has transmitido desde que nos conocemos...a ver si mejoramos la calidad de los vídeos y tu juego de pádel. No me podía olvidar de Don Rafael García y los gratos momentos que hemos pasado.

A Francisco Alemany, Patricia Reglero, Asvin, David Macías, Nicolás Goñi, Haritz Arrizabalaga, Aurelio Ortega, Fernando de la Gándara, Pilar... por enseñarme todo lo que se sobre el atún rojo y siempre haberme ayudado desinteresadamente.

A mis amigos de la carrera que siguen en Cai: Figue, Leo, Miguel, Fini, Ana Ro, Javier Roman, Tote, Maria Aliaga, Blanca, Olivier, Viky, Nacho ... y a tanto otros que os he conocido durante el doctorado Isma, Marixu, Alex, los Javis (el granadino y el malagueño), las Marinas (la gaditana y la cántabra), Iris, Fifi, Fran, Lara, Laura, Macarena, Jazmín, Marta, Alejandro, Ricardo, Guillón, Sarita ...y muchos más. Gracias por compartir conmigo tanto buenos momentos (cervecitas, setas, padels, carnavales, ferias...), sin vosotros mi vida no hubiese sido tan plena.

A mis amigos y compañeros de Mallorca, gracias por aguantarme tantos años y permitirme formar parte de vuestras vidas. No dudéis que para mí es un honor y un placer vuestra amistad.

A mi familia, en especial a mis padres y hermana, que me han dado todo su apoyo y cariño, como siempre han hecho en todas las etapas de mi vida. Gracias por formar parte de mi vida y estar siempre ahí para lo que necesite.

Por último quiero agradecer especialmente a mi pareja Maria todo su amor incondicional que he recibido estos cuatro largos años pese a los más de mil kilómetros de distancia que nos han separado. Espero y deseo que al acabar esta etapa nunca tengamos que volver a separarnos. T'estim molt presiosa.

La vida és el que passa  
mentres fas plans per tenir-ho tot lligat.

Si el món es mou,  
com puc estar aturat?

Els Pets (Tantes coses a fer)



## Índice

Listado de Abreviaturas .....	i
Resumen .....	v
Introducción .....	1
Objetivos de la tesis .....	29
Capítulo 1. Hábitos alimentarios y tasa de consumo del atún rojo atlántico ( <i>Thunnus thynnus</i> ) en el Estrecho de Gibraltar .....	31
1.1. Resumen .....	33
1.2. Introducción .....	35
1.3. Material y métodos .....	38
1.4. Resultados .....	44
1.5. Discusión .....	54
1.6. Conclusiones .....	60
Capítulo 2. Estudio de los hábitos alimentarios y posición trófica del atún rojo atlántico de edad 0 en el Mediterráneo occidental mediante análisis de contenidos estomacales e isótopos estables .....	61
2.1. Resumen .....	63
2.2. Introducción .....	65
2.3. Material y métodos .....	69
2.4. Resultados .....	78
2.5. Discusión .....	95
2.6. Conclusiones .....	103
Capítulo 3. Hábitos alimentarios y posición trófica del bonito y atún rojo juveniles en la región de Alborán mediante análisis de contenidos estomacales e isótopos estables .....	105
3.1. Resumen .....	107
3.2. Introducción .....	109
3.3. Material y métodos .....	113
3.4. Resultados .....	120
3.5. Discusión .....	131
3.6. Conclusiones .....	142
Discusión general .....	143
Conclusiones generales .....	155
Bibliografía .....	157



### *Listado de Abreviaturas*

AA	Aminoácido
AA E	Aminoácido esencial
AA F	Aminoácido fuente
AA NE	Aminoácido no esencial
AA T	Aminoácido trófico
ABFT	Atún rojo atlántico, <i>Thunnus thynnus</i> , L. 1758
ADN	Ácido desoxirribonucleico
$A_i$	Tiempo medio requerido para evacuar la proporción media de la presa $i$ en el estómago
AI	Índice de Alimentación
BM	Masa corporal
BON	Bonito atlántico, <i>Sarda sarda</i> , Bloch 1793
BPC	Alta competencia interespecífica
°C	Grados Celsius
CPC	Curva de acumulación de especies
CSIA	Análisis de isótopos estables en componente específicos
CSIA-AA	Análisis de isótopos estables en aminoácidos
DIC	Carbono inorgánico disuelto
FL	Longitud recta a la horquilla
g	Gramos

Glu	Ácido glutámico
$H'$	Índice de Shannon-Weaver
ICCAT	Comisión internacional para la conservación de los atunes atlánticos
$K-W$	Test estadístico Kruskal-Wallis
L.	Linneo
Lat.	Latitud
Long.	Longitud
m	Metros
n	Número de muestras
O	Frecuencia de ocurrencia
$p$	$P$ -valor
Phe	Fenilalanina
PRPA	Plan de recuperación plurianual
PT	Posición trófica
$\hat{r}$	Ingesta diaria de alimento
SBB	Biomasa del stock reproductor
SCA	Análisis de contenidos estomacales
SCRS	Comité permanente de investigación y estadísticas de ICCAT
SD	Desviación estándar
SEA	Área de la elipse estándar
SEAc	Área de la elipse estándar corregida por el número de muestras



SIA	Análisis de isótopos estables
SIAR	Análisis de isótopos estables en R
SIBER	Análisis en R de elipses bayesianas basadas en SIA
SIR	Muestreo-importancia-remuestreo
SoG	Estrecho de Gibraltar
$t$	Prueba $t$ -Student
TAC	Captura total permitida
TDF	Factor de discriminación isotópico en aminoácidos. Diferencia entre los valores isotópicos en el ácido glutámico y la fenilalanina del consumidor menos la diferencia en los valores isotópicos de ambos aminoácidos en la dieta
$U$	Test $U$ de Man-Whitney
VPDB	Vienna Pee Dee Belemnite
W	Peso
$\bar{W}_i$	Peso promedio de la presa $i$ en el estómago
WPC	Alta competencia intraespecífica
WORMS	Registro mundial de especies marinas
$\delta X$	Valor isotópico: razón entre el isótopo pesado y el ligero del elemento X y normalizado bajo un estándar internacional
$\Delta X$	Factor de discriminación isotópico del elemento X
$\pi_i$	Proporción en peso de la presa $i$



## Resumen

El conocimiento de la dieta y los hábitos alimentarios del atún rojo (*Thunnus thynnus*, L. 1758, ABFT) es un aspecto básico en la comprensión de su biología y mejora nuestra percepción e interpretación de su estructura y dinámica poblacional. Esta información es útil para lograr una adecuada gestión y explotación sostenible de este importante recurso.

En la presente tesis doctoral se estudia la biología trófica del atún rojo en diferentes etapas de su ciclo vital, juveniles y adultos, en el Mediterráneo occidental y el Estrecho de Gibraltar (SoG) utilizando dos metodologías complementarias: análisis de contenidos estomacales (SCA) y de isótopos estables (SIA). En general, los juveniles de edad 0 analizados en el Mediterráneo Occidental se alimentaron principalmente de pequeños pelágicos (*Engraulis encrasicolus*, clupeidos) aunque los invertebrados (cefalópodos y pequeños crustáceos) contribuyeron significativamente a la dieta. La dieta de los juveniles varió entre años y zonas, por ejemplo, en Valencia los ejemplares se alimentaron de una dieta más diversa que en Cambrils, Carboneras y Fuengirola. Por otra parte, el SCA de subadultos y adultos capturados en el SoG mostró que los crustáceos mesopelágicos (*Sergia robusta*, *Acantheephyra pelagica*, *Pasiphaea* spp.) fueron la principal fuente de alimento, seguida de peces mesopelágicos (Stomiidae y Myctophidae) y clupeidos, mientras que la composición de la dieta estimada a partir de modelos de mezcla isotópicos estuvo formada principalmente por calamares. Los valores isotópicos del carbono y nitrógeno medidos en los atunes sugieren que existe una importante variabilidad espacial y temporal en la composición isotópica de los

organismos que constituyen la línea base del ecosistema. En general, los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  medidos en el tejido muscular y hepático de los juveniles fueron similares, lo cual podría indicar que los ABFT estudiados aquí estaban en equilibrio isotópico con las presas y, por tanto, se podría deducir que se alimentaron en la misma zona durante un período prolongado de tiempo. En general, pese a que los valores de la PT (posición trófica) estimados a partir de la pareja de aminoácidos, ácido glutámico-fenilalanina, fueron del orden de media unidad inferiores a los obtenidos con los datos de SCA y del orden de una unidad inferior a los valores de la  $\text{PT}_{\text{SIA}}$ , los valores de la PT del atún de edad 0 estimados fueron próximos a 4, lo cual indica que el atún rojo juvenil se sitúa en la parte alta de la cadena trófica. Por otra parte, los atunes residentes en el SoG se comportan como mesodepredadores en lugar de superdepredadores, y probablemente compiten con otros depredadores pelágicos por los mismos recursos tróficos en la zona.

### Introducción

#### *Taxonomía*

En de la década de 1960, Gibbs Jr y Collette (1967) propusieron una novedosa sistemática de los escómbridos separando el género *Thunnus* en dos grupos. Un primer grupo, llamado “atunes de aleta azul”, comprendía las especies *T. alalunga* (atún blanco o albacora), *T. maccoyii* (atún de aleta azul del sur) y dos subespecies de atún rojo: *T. thynnus thynnus*, actualmente *T. thynnus* (atún de aleta azul del Atlántico o atún rojo atlántico) y *T. thynnus orientalis*, actualmente *T. orientalis* (atún de aleta azul del Pacífico). El segundo grupo denominado, “atunes de aleta amarilla”, incluía las especies *T. albacares* (rabil o atún de aleta amarilla), *T. atlanticus* (atún de aleta negra) y *T. tonggol* (atún de cola larga o tongol). Los mismos autores situaron inicialmente a la especie *T. obesus* (atún de ojo grande o patudo) entre ambos grupos, pero Collette (1978) profundizó en el estudio de las adaptaciones a la endotermia y observó que la ausencia/presencia de un intercambiador de calor central es una clave importante para distinguir los dos grupos “atunes de aleta azul”/“atunes de aleta amarilla”, respectivamente, y por lo tanto al carecer el *T. obesus* de intercambiador central fue considerado miembro del grupo del “atunes de aleta azul”.

En la última década del siglo veinte, se produjeron importantes avances analíticos en el campo de la biología molecular que permitieron re-examinar el estatus de las dos subespecies de atún rojo. Collette (1999) y Collette *et al.* (2001) elevaron a la categoría

## Introducción

de especie las dos subespecies de atún rojo (*T. thynnus* y *T. orientalis*). Además, los mismos autores observaron que dentro del grupo de “atunes de aleta azul” la especie *T. alalunga* presentaba unas características morfológicas y moleculares más divergentes que las otras tres especies. Tseng *et al.* (2011) examinaron la diversidad genética intraespecífica y los límites genéticos interespecíficos en las secuencias del gen que codifica el citocromo *b* entre las tres especies de atún rojo (*T. maccoyii*, *T. orientalis* y *T. thynnus*), que son morfológicamente similares pero tienen distribuciones geográficas distintas, y encontraron diferencias significativas entre las tres especies.

Actualmente, la filogenia del género *Thunnus* está aún sin resolver, lo que dificulta los estudios evolutivos y de trazabilidad que podrían ayudar a mejorar las estrategias de manejo y conservación para estas especies. Díaz-Arce *et al.* (2016) han propuesto la primera filogenia de todo el genoma de túnidos utilizando marcadores nucleares asociados al sitio de restricción del ADN (Fig. 1).

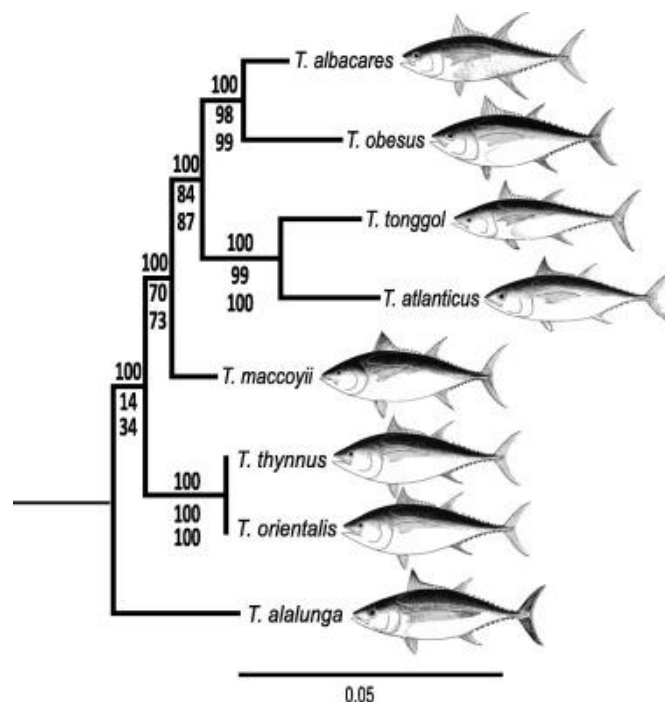


Fig. 1. Filogenia del género *Thunnus*. Tomado de Díaz-Arce *et al.* (2016).

El atún rojo atlántico (ABFT), *Thunnus thynnus* (L., 1758), según la clasificación establecida por el WORMS (World Register of Marine Species, acceso 01-03-2017), pertenece a la clase Actinopterygii, orden Perciformes y a la familia Scombridae, que comprende dos subfamilias: Gasterochismatinae y Scombrinae con 4 y 14 géneros respectivamente. El género *Thunnus* comprende 8 especies: *T. alalunga*, *T. albaraces*, *T. atlanticus*, *T. maccoyii*, *T. obesus*, *T. orientalis*, *T. thynnus* y *T. tonggol*.

### *Biología y dinámica poblacional*

#### Características morfológicas

El atún rojo atlántico es la especie de la familia Scombridae que alcanza un mayor tamaño, pudiendo superar los 3 metros de longitud y más de 600 kg (Mather *et al.* 1995). Es considerado uno de los depredadores de los ecosistemas pelágicos mejor adaptados. Su cuerpo robusto y fusiforme y una aleta caudal altamente especializada para la natación le permiten mantener una velocidad promedio de 5.9 km/h durante largos períodos de tiempo (Lutcavage *et al.* 2000). Además, son perfectamente capaces de realizar esfuerzos muy intensos de corta duración gracias a su poderosa musculatura, alcanzando una velocidad máxima de 31 km/h (Lutcavage *et al.* 2000). El atún rojo, al igual que los otros atunes y algunos tiburones, es uno de los peces pelágicos que nada constantemente manteniéndose siempre ventilado y oxigenado, siendo capaz de recorrer diariamente entre 1.6 y 71.6 km con una media de  $16.18 \pm 1.95$  km/día (Wilson *et al.* 2005). Esta actividad permanente y una serie de adaptaciones fisiológicas en la

## Introducción

retención y mantenimiento del calor corporal (rete mirabile) le permiten vivir en una amplia gama de temperaturas (2.8 a 30.6°C), ya que tienen la capacidad de elevar y mantener constante su temperatura corporal por encima de la temperatura ambiente, en ocasiones más de 20°C (Carey y Gibson 1983; Block *et al.* 2001; Dickson y Graham 2004). Esta diferencia térmica es debida a que, gracias a la “rete mirabile”, el atún rojo es capaz de retener el 95% o más del calor corporal producido por la actividad muscular, evitando que se disipe libremente hacia el exterior (Carey y Gibson 1983). La “rete mirabile” es un complejo sistema vascular compuesto por una extensa red de capilares sanguíneos, arteriales y venosos, dispuestos en paralelo y en íntima proximidad unos a otros. El flujo sanguíneo a contracorriente permite a la sangre arterial, oxigenada y enfriada en las branquias, absorber el calor de la sangre venosa producido por el propio metabolismo del pez, impidiendo así, la pérdida de calor en las branquias y ayudando a retener el calor corporal. Actúa, por tanto, como una barrera térmica.

### Distribución, migraciones y reproducción

El atún rojo atlántico se distribuye ampliamente por todo el Atlántico en el hemisferio Norte (Mather *et al.* 1995; Fromentin y Powers 2005). Es capaz de explotar un amplio abanico de ambientes pelágicos y exhibe una gran actividad a lo largo de la columna de agua, pudiendo alcanzar profundidades de hasta 1,000 m (Walli *et al.* 2009). En el Atlántico occidental, se distribuye desde el Labrador y Terranova hasta el Golfo de México y el mar Caribe, mientras que en el Atlántico oriental su distribución abarca



## Introducción

desde las Islas Lofoten de Noruega hasta las Islas de Cabo Verde y mares adyacentes, principalmente el mar Mediterráneo y la parte sur del mar Negro (Fig. 2).

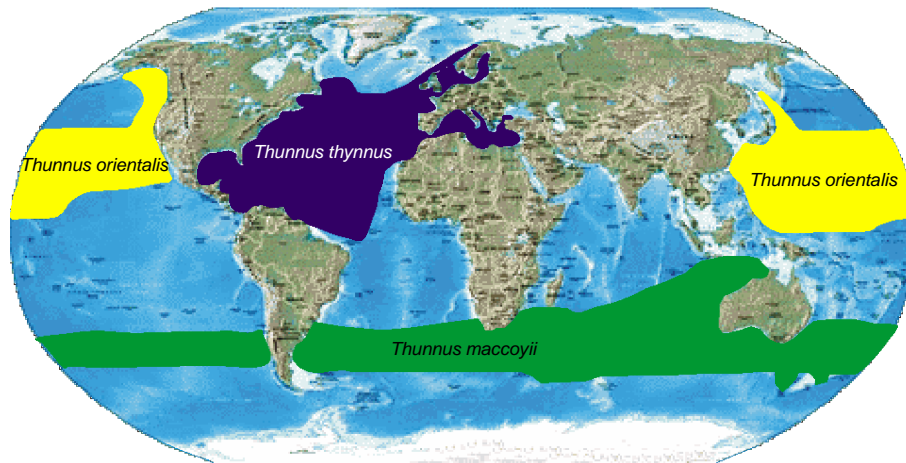


Fig. 2. Área de distribución del atún rojo atlántico (*Thunnus thynnus*, azul), del atún rojo del pacífico (*Thunnus orientalis*, amarillo) y del atún rojo del sur (*Thunnus maccoyii*, verde).

Existen dos zonas de reproducción de atún rojo, el mar Mediterráneo y el Golfo de México. Aunque se conoce la existencia de migraciones entre ambas zonas de reproducción y la mezcla de ambos stocks en zonas atlánticas (Lutcavage *et al.* 1999; Dickhut *et al.* 2009; Walli *et al.* 2009), el atún rojo tiene una clara conducta de retorno al lugar de nacimiento (homing) y fidelidad al lugar del desove (Block *et al.* 2005; Boustany *et al.* 2008; Rooker *et al.* 2008).

Actualmente, existe una fuerte controversia con la asignación de la edad de primera madurez en los dos stocks, parámetro esencial en la estimación de la biomasa del stock reproductor (SSB) y que se define como la edad para la cual el 50% de la población alcanza la madurez. Se estima que la edad de primera madurez para el stock oriental es de 3 años (Rodríguez-Roda 1967; Corriero *et al.* 2005) y de 8 a 15.8 años para el stock

## Introducción

occidental (Baglin 1982; Diaz 2011). No obstante, estudios de marcado electrónico han demostrado que muchos atunes en edad reproductora no visitan ninguna de las dos áreas de desove conocidas durante la época reproductora (Lutcavage *et al.* 1999; Block *et al.* 2001, 2005; Galuardi *et al.* 2010). Según Richardson *et al.* (2016), la plataforma continental del noreste de Estados Unidos podría ser una zona alternativa de puesta utilizada por atunes más pequeños que los observados en el Golfo de México.

A pesar de los numerosos estudios de distribución y abundancia de larvas de atún rojo en el Mediterráneo, aún se desconoce con exactitud la localización de todas las zonas de puesta. Según datos recopilados de la literatura, algunas de las zonas de puesta más importantes en el Mediterráneo se sitúan alrededor de las Islas Baleares, Sicilia, Malta y Túnez (Sella 1924; Sanzo 1932; Rooker *et al.* 2007; Koched *et al.* 2013; Zarrad *et al.* 2013). La época reproductora en el mar Mediterráneo se extiende de mayo a julio, en correlación con un incremento progresivo de la temperatura superficial del mar de este a oeste. El proceso reproductor del atún empieza en el mar Levantino a mediados de mayo y principios de junio. Alrededor de dos y cuatro semanas después, respectivamente, tiene lugar el desove en la región del Mediterráneo central (Malta) y Mediterráneo occidental (Heinisch *et al.* 2008). En general, el atún rojo realiza la puesta en aguas cálidas, entre 21.5 y 26.5°C de temperatura superficial del agua, próximas a zonas frontales y giros (Alemany *et al.* 2010).

La distribución de las larvas de atún rojo en las Islas Baleares está asociada a estructuras hidrográficas de mesoescala (Alemany *et al.* 2010). En la cuenca central y oriental se desconocen con exactitud cómo las estructuras de mesoescala se relacionan con la presencia de túnidos. Este primer período de su desarrollo ontogénico es

## Introducción

extraordinariamente importante y crucial en el ciclo biológico de las especies, ya que constituye una etapa crítica en la que queda determinada en buena medida el número de individuos que sobreviven hasta la etapa adulta. Un punto crítico de esta etapa es el paso de la alimentación endógena, mediante la absorción del saco vitelino, a una alimentación totalmente exógena dependiente de la probabilidad de encontrar presas y de la capacidad de capturarlas e ingerirlas. Para sobrevivir, las larvas deben hallarse en zonas óptimas donde la cantidad y tamaño de las presas sea el adecuado. El éxito del reclutamiento está asimismo influenciado por las condiciones oceanográficas que producen los procesos de dispersión y convergencia que afectan a los organismos planctónicos y, por tanto, a las larvas de atún. La hidrodinámica en los alrededores de las Islas Baleares se caracteriza por una gran actividad de mesoescala en las capas superficiales, con presencia de frentes y remolinos (Alemany *et al.* 2006), consecuencia de la interacción de las masas de agua de origen atlántico procedentes del mar de Alborán con las aguas mediterráneas residentes, y de ambas con las islas.

Las larvas de atún rojo eclosionan con una tamaño de  $2.83 \pm 0.16$  mm (Miyashita *et al.* 2001). A los dos días han consumido todas las reservas del saco vitelino y se produce la abertura de la boca y el ano (Yúfera *et al.* 2014). Las larvas se pueden clasificar en cuatro etapas de vida de acuerdo con aspectos morfológicos e intervalos de longitud: larvas de saco vitelino (hasta los 3 mm), larvas en preflexión de la notocorda (3-4.5 mm), flexión (4.5-6 mm) y postflexión (6-12mm) (Reglero *et al.* 2011). En la zona de Baleares se encuentran larvas en postflexión de la notocorda de hasta ~10 mm de tamaño en verano (18-20 días de vida) (Reglero *et al.* 2011). A partir de este tamaño, la capacidad de natación de las larvas posiblemente le permita esquivar las redes

## Introducción

ictioplanctónicas (bongo-60 y bongo-90) y dejan de ser capturadas mediante este sistema de muestreo (García *et al.* 2006, 2013; Reglero *et al.* 2012).

Unos meses después (de septiembre a noviembre), los juveniles de 3 a 5 meses de vida con un tamaño de 30 a 40 cm y un peso cercano al kg aparecen en aguas poco profundas a lo largo de la costa Ibérica Mediterránea (Rey-Salgado 1978; Compeán-Jimenez y Bard 1983; Sanz Brau 1990). A la edad de 1 año, alcanzan longitudes de 60 cm y pesos de 4 kg (Mather *et al.* 1995). El crecimiento de los juveniles de atún rojo es rápido para un teleósteo (sobre 30 cm/año), pero con la edad tiende a reducirse en talla y aumentar en peso (Fromentin y Powers 2005).

En el mar Mediterráneo, se cree que el atún rojo juvenil utiliza diferentes patrones de migración. Parte de la población nacida en el Mediterráneo, en su primer año, migra al océano Atlántico a través del Estrecho de Gibraltar durante el otoño (Rey-Salgado 1978). De hecho, Rodríguez-Roda (1964) registró capturas de atunes juveniles de edad 0 en septiembre en Estrecho de Gibraltar (Tarifa y Ceuta) y en noviembre-diciembre en la costa atlántica de Marruecos (Larache). El resto de la población, atunes residentes, se pescan a lo largo de todo el año en el Mediterráneo (Farrugio, 1977). Los datos de marcado de juveniles de menos de un año apuntan a que las migraciones entre el Atlántico oriental y occidental son poco frecuentes, con menos del 1% de recapturas en el Golfo de México o el Atlántico oeste (Rooker *et al.* 2007).

En general, los juveniles que dejan el Mediterráneo pasan el invierno en el área conocida como la bahía ibero-marroquí y las Islas Canarias, y algunos de ellos son capturados al inicio del año por barcos de cerco que operan en Casablanca (Marruecos) (Compeán-Jimenez y Bard 1983). En primavera empiezan una migración desde las

## Introducción

costas marroquíes hasta las áreas de alimentación del Atlántico, como el Golfo de Vizcaya. Al terminar el verano, los atunes regresan a las áreas de alimentación invernales de la costa marroquí (Compeán-Jimenez y Bard 1983). Los movimientos transoceánicos y la tasa de mezcla de juveniles ( $< 4$  años) parecen ser mayores (4.3 a 10%) que las estimadas para individuos de un año de vida (Fromentin 2002; Rooker *et al.* 2007).

En los 4 y 5 primeros años de vida, los atunes visitan en verano las áreas de alimentación del Atlántico y el Mediterráneo (Mather *et al.* 1995), mientras que en invierno aparecen en el Estrecho de Gibraltar, el Mediterráneo, frente a Portugal hasta las Islas Azores e incluso en aguas de Terranova (Cort y Abaunza 2015). Los datos de marcas convencionales y electrónicas indican que algunos juveniles marcados en el Atlántico oriental migran hacia el Atlántico occidental, donde residen durante algunos años antes de regresar a las zonas de puesta del Mediterráneo (Block *et al.* 2005). Los resultados obtenidos con el marcado electrónico sugieren que los esquemas de migración y de desplazamiento del atún rojo varían considerablemente entre individuos, años y zonas (Lutcavage *et al.* 1999; Block *et al.* 2001).

En general, el atún rojo adulto realiza dos tipos de migraciones. Una migración reproductora a finales de primavera, desde las zonas de alimentación en el Atlántico Norte hasta las zonas de reproducción (Golfo de México y el mar Mediterráneo) y una migración postreproductora o migración alimentaria a finales de verano hacia las zonas de alimentación, donde se produce la mezcla entre ambos stocks (Fromentin y Powers 2005).

## Introducción

Recientes estudios sugieren que la población de atún rojo en el Mediterráneo podría estar estructurada en subpoblaciones parcialmente aisladas (Carlsson *et al.* 2004; Boustany *et al.* 2008; Riccioni *et al.* 2010, 2013; Viñas *et al.* 2011; Culurgioni *et al.* 2014; Fromentin y Lopuszanski 2014). De hecho, las diferencias observadas tanto en la época de puesta (de junio a julio en el Mediterráneo occidental-central y un mes antes en el Mediterráneo oriental) como en el tamaño del atún (generalmente más pequeños en la cuenca oriental) entre ambas cuencas del Mediterráneo podrían respaldar la hipótesis de la existencia de distintas poblaciones de atunes rojos dentro del Mediterráneo (Heinisch *et al.* 2008).

### *Antecedentes y estado actual del stock*

La Comisión Internacional para la Conservación de los Atunes Atlánticos (ICCAT), fundada en 1966, es la organización pesquera intergubernamental responsable de la conservación de los túnidos y especies afines en el océano Atlántico y mares adyacentes. Desde el año 1982 es la encargada de la gestión de la población de atún rojo. ICCAT asume la existencia de dos zonas de reproducción y cría, el mar Mediterráneo y el Golfo de México, permitiendo gestionar la población de atún rojo como dos stocks (oriental y occidental) separados convencionalmente por el meridiano 45° W. En general, la complejidad en las migraciones reproductoras y las zonas de desove conduce a una compleja estimación de la abundancia de la población, pudiendo traducirse en unas estimaciones más bajas sobre la vulnerabilidad de esta especie a la explotación y otros factores de estrés antropogénicos (Richardson *et al.* 2016).

## Introducción

El atún rojo ha sido explotado en el mar Mediterráneo desde hace miles de años (Mather *et al.* 1995; Fromentin y Powers 2005), siendo un recurso de gran importancia económica. Durante la época del imperio romano, el atún rojo constituyó la base de un importante comercio entre ambas cuencas del Mediterráneo. El desarrollo de las industrias de salazón permitió conservar y transportar grandes cantidades de atún rojo capturado en almadrabas de vista o tiro durante su migración reproductora y postreproductora. El atún rojo en salazón y la salsa de pescado (garum), usada para condimentar las comidas, fueron importantes fuentes de riqueza de muchas ciudades como *Baelo Claudia*, ciudad romana fundada en el siglo III a.c. en Bolonia (Cádiz) (Sillières 1997).

Los primeros datos precisos sobre estadísticas pesqueras fueron publicados en la obra del Padre Martín Sarmiento. En ella se recogen los datos de captura desde 1525 hasta 1756 de tres almadrabas instaladas en el Estrecho de Gibraltar, con un máximo de captura entre los años 1555-1570 y un mínimo entre 1590-1756. Un estudio sobre esta serie histórica de capturas almadraberías, llevado a cabo por Ganzedo *et al.* (2009), concluyó que las bajas temperaturas registradas en el período de mínimo de Maunder (llamado “pequeña edad de hielo”, entre los años 1640 y 1715) pudo haber reducido el reclutamiento y la abundancia del atún rojo en el Atlántico y el Mediterráneo. El rango de capturas medias anuales por parte de las almadrabas situadas en el Estrecho de Gibraltar se estimó en unas 15,000 toneladas por año, pero con grandes fluctuaciones (Fromentin y Powers 2005).

A partir del siglo XIX se produjo un aumento progresivo en la explotación de este recurso. En el Golfo de Vizcaya, surgió una pesquería de línea de mano dirigida a

## Introducción

juveniles de atún rojo y albacora (*Thunnus alalunga*) que actualmente sigue operando con barcos de cebo vivo. Hasta justo antes de la mitad del siglo XX, la almadraba ha sido el arte de pesca que ha capturado un mayor volumen de atunes (generalmente reproductores de 135 a 300 cm con un peso de 45 a 500 kg) en el Atlántico oriental y el mar Mediterráneo. Pero a partir de esta fecha se utilizaron nuevos sistemas de pesca como el cerco, el palangre y el cebo vivo (Mather *et al.* 1995; Fromentin y Powers 2005) (Fig. 3).

BFT -EAST Atlantic stock (Task-I ) by major gear

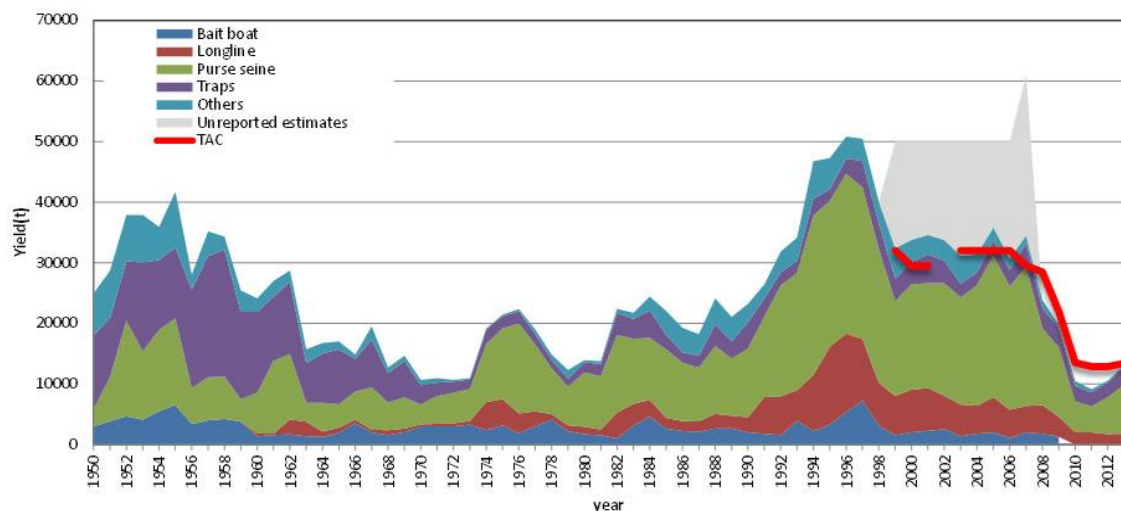


Fig. 3. Capturas declaradas de atún rojo del stock oriental en el Atlántico (ATE) y el Mediterráneo (MED) por método de captura. Las capturas no declaradas estimadas por el SCRS (Comité Permanente de Investigación y Estadísticas de ICCAT) se visualizan mediante el área de color gris. El TAC (captura total permitida) está indicado por la línea roja (ICCAT 2014). Bait boat, cebo vivo; longline, palangre; purse seine, cerco; traps, almadrabas.

En la década de los 50, el desarrollo de la pesquería de cerco noruega en el Atlántico Norte tuvo un fuerte impacto en las poblaciones de atunes del stock oriental. Fue el



## Introducción

primer arte de pesca que superó las capturas de las almadrabas, alcanzando más de 16,000 toneladas por año (Fromentin y Powers 2005) (Fig. 3). La pesca masiva de juveniles inmaduros entre 1949 y 1962 por parte de la flota de cerco culminaron en el colapso de la pesquería en 1963 (Cort y Abaunza 2015) (Fig. 4). En consecuencia, se redujeron considerablemente las capturas de reproductores del Atlántico oriental y no se recuperaron los niveles de producción almadraberos de principio de siglo (Fromentin y Powers 2005).

BFT -East Atlantic stock (Task-I) by region

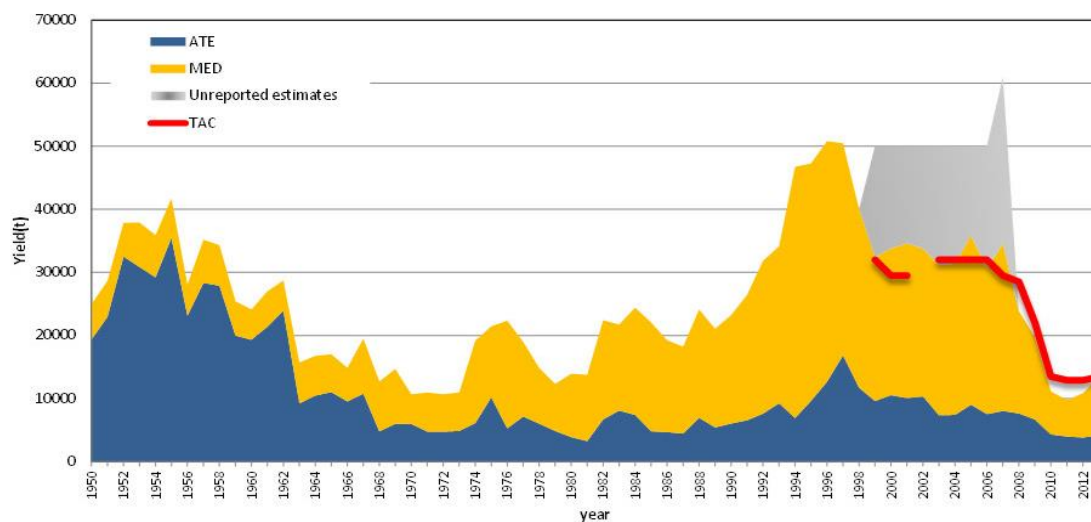


Fig. 4. Capturas declaradas de atún rojo del stock oriental en el Atlántico (ATE) y el Mediterráneo (MED) por área. Estima de capturas no declaradas por el SCRS: área de color gris. TAC: línea roja (ICCAT 2014).

En la parte occidental del Atlántico, stock occidental, a finales de la década de los 50 empezó la pesquería de cerco dirigida principalmente a juveniles (Fig. 5). En 1964 se alcanzó un pico máximo de capturas de 18,671 toneladas debido principalmente a la

pesquería del palangre japonés, que capturaba adultos desde 1962, y a la pesquería de cerco de Estados Unidos, dirigida a juveniles (ICCAT 2014). En los años siguientes, las capturas descendieron notablemente hasta producirse en 1967 el colapso de ambas pesquerías que faenaban el stock occidental. En la década de 1970, las capturas aumentaron hasta situarse en más de 5,000 toneladas por año, debido a la expansión de la flota palangrera japonesa en el Atlántico noroeste y el Golfo de México.

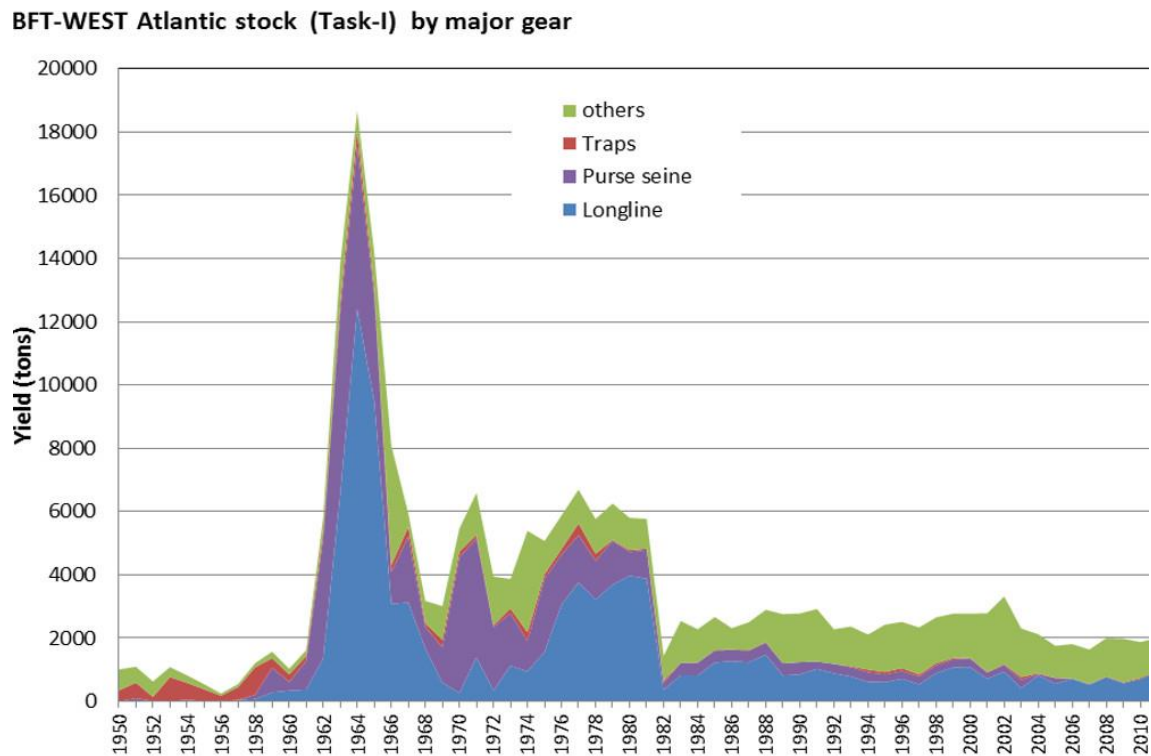


Fig. 5. Capturas declaradas de atún rojo del stock occidental por arte de pesca (ICCAT 2014). Traps, almadrabas; purse seine, cerco; longline, palangre.

A finales de los años 60 y principios de los 70 se produjo un progresivo reemplazo de las pesquerías tradicionales por el cerco y el palangre en el Mediterráneo y el Atlántico

## Introducción

oriental (Fig. 3). Estos nuevos sistemas de pesca, más efectivos que los tradicionales, fueron los responsables del segundo colapso de las pesquerías que faenaban el stock oriental. Como consecuencia, se redujeron notablemente las capturas en el norte de Europa a principios de la década de los 80 (Fig. 4). Por otra parte, la captura de juveniles en el Mediterráneo por parte del cerco, que empezó en 1970, fue la principal causa del declive de las pesquerías tradicionales en esta zona (Addis *et al.* 1997; Cort y Abaunza 2015).

A partir de los años 80, un aumento progresivo de la efectividad y capacidad de pesca, junto al aumento del precio del atún en el mercado japonés, principal consumidor de este producto como sushi-sashimi, tuvo como consecuencia que el atún rojo se convirtiera en una especie fuertemente sobreexplotada en el Atlántico occidental. Como resultado de esta crisis, ICCAT adoptó las primeras medidas de conservación para el stock occidental (Fromentin y Powers 2005).

Desde 1985, la pesca con red de cerco en el norte de Europa es casi inexistente; sin embargo, en el Mediterráneo seguía expandiéndose debido al desarrollo de la actividad de engorde en jaulas para el suministro de atunes a los mercados durante todo el año. Las capturas de atún rojo en el Mediterráneo alcanzaron un máximo de 50,000 toneladas en 1995 (Fig. 4). El aumento de la presión pesquera para abastecer la demanda de las granjas de engorde se reflejó en una disminución considerable de las capturas, lo que condujo a la adopción en 1998 por parte de ICCAT de un TAC (captura total permitida) para el stock oriental en 32,000 toneladas por año y, otro para el occidental en 2,500 toneladas por año (ICCAT 2010). No obstante, el escaso control en la aplicación de las medidas de regulación, sumado al incremento de la pesca ilegal, provocó un expolio de

## Introducción

más de 50,000 toneladas por año entre 1998-2006, según estimaciones del SCRS. El incremento de la presión pesquera ha provocado un gran declive de la población y una drástica reducción de la biomasa de reproductores, llegando a alcanzar niveles de explotación claramente insostenibles en la última década.

En 2006, ICCAT adoptó un Plan de Recuperación Plurianual (PRPA) para el atún rojo en todas las pesquerías del Atlántico oriental y el Mediterráneo. El PRPA implementó tres medidas de gestión: i) una reducción del TAC hasta las 12,900 toneladas en 2011-2012, que supuso una fuerte reducción del número de barcos pesqueros que faenaban en el Mediterráneo, ii) un aumento del tamaño mínimo de captura de 10 kg a 30 kg, que suprimía la mayor parte de las pesquerías de juveniles, y por último iii) un severo control de los desembarcos y de la pesca ilegal. Todo ello ha ocasionado que en los 11 años que el PRPA ha estado en vigor, la biomasa del stock reproductor (SBB) oriental de atún rojo ha aumentado de forma muy significativa. Las últimas evaluaciones del stock mostraron claros signos de recuperación (ICCAT 2014, 2015, 2016). La SSB de atún rojo estimada en el período de finales de los 50 y principio de los 70 alcanzó un máximo de 300,000 toneladas. Posteriormente, la sobreexplotación redujo la SBB a unas 150,000 toneladas. El riguroso control de las pesquerías a partir del 2006 provocó un fuerte incremento de la SBB llegando a alcanzar las 585,000 toneladas en 2013 (ICCAT 2014, 2015, 2016). Aunque la tendencia es claramente positiva, debemos interpretar estas evaluaciones con cautela. Las estimaciones de la SSB de atún rojo elaboradas por ICCAT se realizan tradicionalmente utilizando métodos dependientes de la pesca comercial y pueden estar sesgados por la escasez de datos, sobre todo hasta el año 2007.

## Introducción

En la actualidad, la pesca del atún rojo se produce principalmente en el Mediterráneo y se ha convertido en una actividad altamente rentable por el auge de su consumo en Japón. Así, el aumento de la demanda de pescado de alta calidad ha incrementado el valor de este producto en los últimos años. Por ejemplo, en 2012 la lonja de pescados de Tsukiji en Tokio, la mayor del mundo, vendió el primer ejemplar de atún rojo de 269 kg por unos 500,000 euros. Un año después, se alcanzó el precio record de 1.35 millones de euros por un atún de 222 kg. Aunque estos precios son anecdóticos y el valor real del atún es muy inferior, se observa una clara tendencia al alza de este producto de alta calidad.

### *Biología trófica*

La biología trófica es una disciplina que permite relacionar las características anatómicas y fisiológicas de una especie con su hábitat, su régimen alimentario, tipo de dieta y relaciones bióticas, tales como la depredación y la competencia. El conocimiento de los hábitos alimentarios de una especie es, pues, un aspecto básico en la comprensión de su biología, ya que permite explicar las adaptaciones anatómicas, fisiológicas y etológicas así como reconstruir sus relaciones tróficas (Amezaga-Herrán 1988).

A través del alimento, el atún rojo obtiene la energía y los elementos químicos necesarios para el mantenimiento y desarrollo de sus funciones vitales. La cantidad y calidad de las presas asimiladas influye de forma directa sobre las funciones más importantes del organismo. El atún rojo es ampliamente conocido por ser uno de los depredadores por excelencia del ecosistema pelágico situado en los niveles tróficos superiores. Sus adaptaciones morfológicas y fisiológicas le permiten explorar

## Introducción

eficazmente una amplia variedad de ambientes pelágicos, desde aguas cálidas tropicales a aguas frías subpolares del Atlántico Norte (Mather *et al.* 1995; Collette *et al.* 2001; Fromentin y Powers 2005; Rooker *et al.* 2007).

Para poder reconstruir la dieta y estudiar los hábitos alimentarios de una especie existen diferentes métodos, el más tradicional es el análisis de contenidos estomacales y, actualmente, se complementan con análisis de isótopos estables.

### Análisis de contenidos estomacales (SCA)

Aunque los primeros estudios sobre la biología trófica del atún rojo se remontan a la década de los años 20, en la actualidad las fuentes bibliográficas son escasas y restringidas espacio-temporalmente. Tradicionalmente, estos estudios se han basado en análisis de contenidos estomacales (SCA), los cuales aportan información detallada sobre las presas ingeridas en las últimas horas antes de la captura. Los SCA proporcionan datos que están restringidos a una escala temporal reducida y presentan sesgos como consecuencia de: i) la alta tasa de digestión que presentan los túnidos (menos de 24 horas), ii) el diferente grado de digestibilidad que presentan las presas y sus componentes (en muchas ocasiones se hace imposible su identificación), y iii) el frecuente regurgitamiento del contenido estomacal debido al estrés en el momento de la captura (Aloncle y Delaporte 1970; Chase 2002).

Los estudios basados en SCA definen al atún rojo como un depredador oportunista y generalista. Los SCA indican que los atunes rojos se alimentan de un amplio rango de

## Introducción

presas y las presas dominantes pueden variar en función de su abundancia en el medio (Chase 2002; Karakulak *et al.* 2009; Logan *et al.* 2011; Medina *et al.* 2015).

Al entrar en la fase de alimentación exógena, las larvas predan principalmente durante las horas de luz, y su dieta está compuesta por organismos zooplanctónicos; en principio nauplios de copépodos, a continuación cladóceros y después copépodos en fase postnaupliar (Catalán *et al.* 2011). Cuando alcanzan la postflexión de la notocorda, su alimentación es principalmente piscívora. En general, la alimentación de los juveniles sigue siendo esencialmente piscívora, aunque los invertebrados contribuyen de forma sustancial a la dieta (Sanz Brau 1990; Sinopoli *et al.* 2004; Medina *et al.* 2015). La dieta de los adultos se compone generalmente de teleósteos y cefalópodos y, en menor medida, crustáceos (Varela *et al.* 2013). Las principales presas son especies mesopelágicas y epipelágicas (Karakulak *et al.* 2009; Battaglia *et al.* 2012), aunque pueden depredar sobre especies demersales (Chase 2002; Rooker *et al.* 2007; Karakulak *et al.* 2009; Battaglia *et al.* 2012).

La posición trófica (PT) dentro de la red alimentaria puede calcularse a partir de los datos de contenidos estomacales si se conocen la composición de la dieta y la posición trófica de cada categoría de presas (Christensen y Pauly 1992a).

### Análisis de isótopos estables (SIA) en el conjunto del tejido (“bulk”)

En las últimas décadas se han complementado los estudios de biología trófica basados en SCA con análisis de isótopos estables (SIA). Los isótopos son átomos de un mismo elemento que difieren en el número de neutrones, lo que les confiere diferente masa

## Introducción

atómica. La abundancia de los isótopos estables se mide como razón entre el isótopo pesado y el ligero y normalizado bajo un estándar internacional. Los valores son expresados en partes por mil, según la siguiente ecuación (Post 2002):

$$\delta X = [(R_{muestra}/R_{estándar}) - 1] \times 1000,$$

donde  $X$  representa el elemento cuyos valores isotópicos se quieren medir (en nuestro caso, carbono o nitrógeno);  $R_{muestra}$  es la razón entre los isótopos pesado y ligero de la muestra ( $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  o  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ), y  $R_{estándar}$  es la razón entre los isótopos pesado y ligero de referencia: Vienna Pee Dee Belemnite (VPDB) para el carbono, y nitrógeno atmosférico para el nitrógeno.

En las reacciones bioquímicas, las moléculas que llevan incorporados isótopos pesados tienen un comportamiento algo diferente al que presentan las moléculas con isótopos ligeros. Los estudios tanto teóricos como experimentales indican que, excepto en el caso del hidrógeno, las principales diferencias entre los isótopos estables en las reacciones químicas son consecuencia de la energía vibratoria. La frecuencia vibratoria y, por tanto, la energía de una molécula son inversamente proporcionales a su masa. Como consecuencia de lo anterior, los enlaces que forma los isótopos ligeros son más débiles y, por tanto, se rompen con más facilidad. Por el contrario, las moléculas con isótopos pesados forman uniones más fuertes y al tener menor movilidad realizan menos colisiones y presentan una menor capacidad de difusión. En general, los isótopos pesados intervienen en menor grado que los ligeros, por tanto, presentan una mayor resistencia a ser eliminados en los productos de excreción del metabolismo, lo que se traduce en un aumento de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  entre la dieta y el consumidor (DeNiro y Epstein 1978, 1981; Farquhar *et al.* 1989; Fry 2006).



## Introducción

El carbono es el elemento más abundante en los seres vivos y, además, interviene prácticamente en todas las reacciones biológicas. La principal fuente de carbono biosintético proviene del CO<sub>2</sub> atmosférico o del carbonato marino, con distintos valores de  $\delta^{13}\text{C}$ , que luego es fijado mediante el proceso de fotosíntesis (Bouillon *et al.* 2011). De forma general, los principales procesos biológicos que producen una mayor discriminación isotópica del carbono son la captación y difusión intracelular del CO<sub>2</sub> y su fijación fotosintética, y en menor medida la respiración celular (O'Leary 1981). Estos procesos biológicos dependen de las características del fitoplancton, como el tamaño y la geometría de la célula, la tasa de crecimiento, las rutas metabólicas de fijación el carbono, la permeabilidad de las membranas celulares y la capacidad de utilización de bicarbonato acuoso (O'Leary 1981; Farquhar *et al.* 1989; Rau *et al.* 1996; Popp *et al.* 1998; Burkhardt *et al.* 1999).

En el océano los valores del  $\delta^{13}\text{C}$  en fitoplancton oscilan entre -14 y -35‰ (Descolas-Gros y Fontugne 1990). De forma general, valores altos de  $\delta^{13}\text{C}$  están asociados con un rápido crecimiento, mientras que valores bajos se asocian a un crecimiento lento (Popp *et al.* 1998). Por tanto, en general, los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  son más altos en las regiones productivas cercanas a costa, como las zonas de afloramiento, en comparación con las regiones menos productivas de mar abierto (Graham *et al.* 2010).

La composición isotópica del carbono de los animales depende fundamentalmente de la ingesta. Por tanto, las estimaciones de  $\delta^{13}\text{C}$  son útiles para identificar las fuentes de la materia orgánica. No obstante, el incremento de los valores isotópicos de  $\delta^{13}\text{C}$  es pequeño (0-1‰) por nivel trófico y se produce por una excreción preferencial de <sup>12</sup>CO<sub>2</sub> durante la respiración (DeNiro y Epstein 1978; Post 2002).

## Introducción

Los compuestos orgánicos ricos en nitrógeno son las proteínas y ácidos nucleicos. En general, las proteínas ingeridas por los organismos son desnaturalizadas en el estómago e hidrolizadas hasta amino ácidos (AAs). El 75% de los AAs son distribuidos a todas las partes del organismo, mientras que el 25% restante son catabolizados y eliminados (Rodríguez 2005). Por el contrario, la mayoría los ácidos nucleicos son degradados y excretados, ya que muy poca cantidad de las bases ingeridas es asimilada en los tejidos de los organismos (Halver y Hardy 2002).

En el caso del nitrógeno, existe una retención del isótopo pesado ( $^{15}\text{N}$ ) en las reacciones metabólicas (Minagawa y Wada 1984) y una eliminación preferente de isótopos ligeros ( $^{14}\text{N}$ ) en los productos de excreción nitrogenados (Steele y Daniel 1978). De manera general, el enriquecimiento isotópico por nivel trófico (factor de discriminación) es elevado para el nitrógeno ( $\sim 3\text{-}4\text{‰}$ ), por lo que los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  constituyen una medida más robusta de la posición trófica que ocupa un organismo en un ecosistema que los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  (Post 2002).

El factor de enriquecimiento isotópico o factor de discriminación isotópico ( $\Delta$ ) se calcula como la diferencia en los valores isotópicos entre la presa y el depredador, según la ecuación propuesta por Martínez del Río y Wolf (2005):

$$\Delta X = \delta X_{\text{depredador}} - \delta X_{\text{presa}},$$

siendo  $\Delta X$  el factor de discriminación del isótopo  $X$  ( $^{13}\text{C}$  o  $^{15}\text{N}$ );  $\delta X_{\text{depredador}}$  el valor isotópico del depredador, y  $\delta X_{\text{presa}}$  el valor isotópico de la presa.

Los factores de discriminación isotópica varían entre especies, entre tejidos dentro de un mismo organismo, entre isótopos y entre dietas (Minagawa y Wada 1984; Post 2002;

## Introducción

Vanderklift y Ponsard 2003; McMahon y McCarthy 2016; Mohan *et al.* 2016). El factor de discriminación isotópica depredador-presa para el nitrógeno es mayor en animales terrestres (~3‰) que en organismos marinos (~1.5 ‰) (Vanderklift y Ponsard 2003). Esto se debe a que los animales acuáticos excretan preferentemente el nitrógeno como amonio ( $\text{NH}_4^+$ ), mientras que los terrestres eliminan los desechos nitrogenados principalmente en forma de ácido úrico o urea, produciéndose una mayor discriminación isotópica (Vanderklift y Ponsard 2003).

En el medio marino se ha observado que el factor de discriminación isotópico disminuye y se hace menos variable a medida que aumenta la posición trófica de un organismo dentro del ecosistema (Hussey *et al.* 2014). De hecho, Vander-Zanden y Rasmussen (2001) observaron en sistemas acuáticos que los factores de discriminación isotópica varían más en herbívoros que en carnívoros. El estrés es otra causa que altera el factor de discriminación. En efecto, en bonito atlántico (*Sarda sarda*) se ha observado que los valores de  $\Delta^{15}\text{N}$  aumentan durante la inanición (Varela *et al.* 2015). Otra causa que lo afecta es la calidad y cantidad de la proteína de la dieta (Wolf *et al.* 2009). De hecho, Robbins *et al.* (2005), McMahon y McCarthy (2016) y Mohan *et al.* (2016) observaron, en aves, mamíferos y peces, que el fraccionamiento es menor a medida que aumenta la calidad de la proteína; es decir, cuando las diferencias en la composición de los AAs entre el consumidor y la dieta son pequeños.

La abundancia natural de los isótopos estables de carbono y nitrógeno en los tejidos animales ha sido utilizada ampliamente para investigar diversos aspectos de la biología y ecología trófica, tales como las rutas de la materia orgánica desde los productores a los consumidores en la red trófica, la composición de la dieta, el movimiento y las

## Introducción

migraciones (Gannes *et al.* 1997; Boecklen *et al.* 2011). Los SIA, ya se trate de tejidos u organismos enteros, reflejan una integración de todas las presas asimiladas en los tejidos del depredador (Abend y Smith 1997) a distinta escala temporal, en función de la tasa de renovación del tejido y del organismo analizado (Peterson y Fry 1987). Por tanto, se convierten así en una herramienta útil, aunque menos específica, en la identificación de la dieta animal y en la estimación de la posición trófica que ocupa un depredador en un ecosistema (Peterson y Fry 1987; Hobson 1999).

### Análisis de isótopos estables en componentes específicos (CSIA)

Pese a que los valores isotópicos en el conjunto del tejido (bulk) o el organismo entero proporcionan una valiosa información sobre la producción primaria y las vías tróficas en los ecosistemas, reflejando la composición isotópica de una combinación heterogénea de moléculas complejas. Por tanto, el SIA no puede discernir diferencias específicas entre los compuestos. Además, su potencial se reduce sustancialmente si se desconoce la composición isotópica basal del ecosistema. Estos inconvenientes pueden ser paliados con el análisis de isótopos estables en componentes específicos (CSIA). Una ventaja importante de este tipo de análisis es que permite estudiar las interrelaciones en las redes alimentarias y el nivel trófico sin necesidad de analizar isotópicamente los organismos que constituyen la base del ecosistema (Chikaraishi *et al.* 2009).

El CSIA se fundamenta en los valores isotópicos de los componentes fundamentales de las macromoléculas, tales como aminoácidos o ácidos grasos, y constituye un método analítico emergente usado para obtener una información más completa sobre la dieta,

## Introducción

las rutas metabólicas de los nutrientes, las redes alimentarias, los patrones de producción primaria, las migraciones y la fisiología de un organismo (McClelland y Montoya 2002; Ellis 2012).

En general, los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  en los AAs esenciales, cuyos esqueletos de carbono no pueden ser sintetizados “de novo” por los organismos, son directamente incorporados de las proteínas de la dieta sin que se alteren de forma significativa los valores isotópicos de  $\delta^{13}\text{C}$ . Por el contrario, los aminoácidos no esenciales, los cuales pueden tener orígenes diversos, muestran valores de  $\delta^{13}\text{C}$  que integran todo el carbono aportado por proteínas, carbohidratos y lípidos (Fantle *et al.* 1999; McMahon *et al.* 2010; Larsen *et al.* 2013; Vokhshoori *et al.* 2014).

El fraccionamiento isotópico del nitrógeno varía entre dos categorías de AAs, fuentes y tróficos. Los AAs fuentes mantienen los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  sin que se produzcan alteraciones significativas a lo largo de la cadena trófica. Por otra parte, los AAs denominados tróficos muestran un fraccionamiento notable debido principalmente a las reacciones de desaminación y transaminación; por tanto, son indicadores útiles de la posición trófica (Macko *et al.* 1986; Gannes *et al.* 1997; McClelland y Montoya 2002; Chikaraishi *et al.* 2007, 2009; Steffan *et al.* 2013; Bowes y Thorp 2015).

Cuando se conocen bien las rutas metabólicas implicadas, el análisis isotópico de aminoácidos (CSIA-AA) aporta datos sobre la red trófica mediante la comparación de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  entre distintas categorías de aminoácidos (AAs) (Boecklen *et al.* 2011; Ellis 2012). A partir de los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  medidos en AAs fuentes (fenilalanina, glicina...) y tróficos (ácido glutámico, ácido aspártico...) se puede

determinar la posición trófica (PT) de un componente de la red trófica sin necesidad de analizar los organismos situados en los niveles basales (Chikaraishi *et al.* 2009).

### Modelos de mezcla isotópicos

La dieta de una especie puede ser reconstruida aplicando modelos de mezcla isotópicos. Los modelos de mezcla permiten estimar la proporción de cada presa (fuente) asimilada por el depredador (mezcla). En función de la tasa de renovación del tejido analizado, aporta información a diferente escala temporal. Por el contrario, el SCA aporta datos puntuales y de las presas ingeridas en la última comida del consumidor.

En los primeros intentos de reconstruir la dieta a partir de datos isotópicos se utilizó un sistema de ecuaciones algebraicas con solución única, por tanto, el número de isótopos y fuentes (presas) estaban restringidos (Parnell *et al.* 2013).

1.  $\delta^{13}\text{C}_{\text{consumidor}} = f_1 \delta^{13}\text{C}_1 + f_2 \delta^{13}\text{C}_2 + f_3 \delta^{13}\text{C}_3 + \Delta \delta^{13}\text{C}$
2.  $\delta^{15}\text{N}_{\text{consumidor}} = f_1 \delta^{15}\text{N}_1 + f_2 \delta^{15}\text{N}_2 + f_3 \delta^{15}\text{N}_3 + \Delta \delta^{15}\text{N}$
3.  $f_1 + f_2 + f_3 = 1,$

siendo  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  los valores isotópicos del consumidor y de las fuentes (1, 2, 3), respectivamente;  $f_1$ ,  $f_2$  y  $f_3$  es la contribución de cada fuente a la mezcla;  $\Delta^{13}\text{C}$  y  $\Delta^{15}\text{N}$  son los factores de discriminación isotópico depredador-presa para el carbono y nitrógeno, respectivamente. Normalmente, se asume que los factores de discriminación son constantes para todas las presas.

## Introducción

Para poder trabajar con más de tres fuentes se desarrollaron nuevos modelos de mezcla, entre ellos el MixSIR (Moore y Semmens 2008) y el SIAR (Parnell *et al.* 2008) que se fundamentan en la inferencia bayesiana y, por tanto, la solución proporcionada no es única.

Al estimar la proporción de cada presa asimilada por el consumidor usando modelos de mezcla isotópicos, debemos considerar una serie de puntos: i) es necesario conocer las principales presas en la dieta del consumidor, ii) el número de fuentes debe ser reducido, iii) las presas tienen que estar capturadas en la misma zona y a ser posible en la misma época en que se muestrean los consumidores, iv) los factores de discriminación isotópicos deben ser específicos del tejido analizado y de la especie a estudio. Caut *et al.* (2008) sugirieron que las estimaciones de los modelos de mezcla isotópicos eran más fiables cuando se emplean factores de discriminación estimados experimentalmente. Cuando usaron valores de factores de discriminación extraídos de la literatura, las estimaciones de las proporciones de las fuentes de alimento a la dieta diferían considerablemente de los valores reales. Por consiguiente, es importante realizar ensayos experimentales que permitan determinar los factores de discriminación isotópicos específicos para cada especie.

A partir de modelos de mezcla bayesianos se puede también estimar parámetros tróficos tales como la amplitud del nicho trófico y el solapamiento a partir de los valores de ( $\delta^{13}\text{C}$ ) y ( $\delta^{15}\text{N}$ ) del depredador (método SIBER; Jackson *et al.* 2011). Este modelo se basa en el cálculo de elipses descritas en un gráfico biplot  $\delta^{13}\text{C}$  (eje x)  $\delta^{15}\text{N}$  (eje y) (Jackson *et al.* 2011).





### Objetivos de la tesis

En la presente tesis doctoral proponemos ampliar el conocimiento sobre la biología trófica del atún rojo (*Thunnus thynnus*) en diferentes etapas de su ciclo de vida, juveniles y adultos, en el Mediterráneo occidental y el Estrecho de Gibraltar. Las conclusiones que se extraigan de este trabajo servirán para contribuir a una adecuada gestión de este importante recurso. Para alcanzar este objetivo general, se establecen los siguientes objetivos específicos:

**Objetivo 1.** Estimar el comportamiento trófico y la dieta de atunes rojos capturados en Estrecho de Gibraltar mediante análisis de contenidos estomacales e isótopos estables durante dos años consecutivos (2012-2013).

**Objetivo 2.** Estudiar la biología trófica del atún rojo de edad 0 en dos áreas de la plataforma continental española del Mediterráneo (Cambrils y Valencia) durante tres años consecutivos (2012-2014).

**Objetivo 3.** Estudiar la biología trófica del atún rojo de edad 0 en el mar de Alborán y analizar la posible competencia por los recursos con juveniles de otra especie de túnido (*Sarda sarda*).



**Capítulo 1. Hábitos alimentarios y tasa de consumo del atún rojo atlántico (*Thunnus thynnus*) en el Estrecho de Gibraltar**



# Capítulo 1. Hábitos alimentarios y tasa de consumo del atún rojo atlántico (*Thunnus thynnus*) en el Estrecho de Gibraltar

## 1.1. Resumen

En el primer capítulo, los hábitos alimentarios del atún rojo, *Thunnus thynnus*, capturados en el Estrecho de Gibraltar (SoG) desde finales de verano hasta el otoño han sido estudiados mediante análisis de contenidos estomacales (SCA) y de isótopos estables (SIA). Nuestros resultados sugieren que el SoG proporciona los recursos alimenticios adecuados para subadultos y adultos de atún rojo. El SCA no mostró diferencias interanuales, e indicó que los crustáceos fueron el grupo de presas más importantes (índice de alimentación,  $AI = 37.47$  y  $AI = 47.22$  para el año 2012 y 2013, respectivamente), seguido de peces teleósteos ( $AI = 28.71$  y  $AI = 25.62$ , respectivamente) y cefalópodos ( $AI = 1.55$  y  $AI = 3.03$ , respectivamente). En cambio, la composición de la dieta estimada con el modelo de mezcla SIAR a partir de los datos isotópicos del músculo y del hígado estuvo formada principalmente por calamares. Los patrones de alimentación se analizaron por el método gráfico de Amundsen, sugiriendo que el atún rojo exhibe diversos grados de especialización sobre diferentes presas. Así, mientras que la mayoría de especies de presas eran raras y poco importantes, *Sergia robusta* puede ser considerada como la presa dominante. La amplitud del nicho trófico, estimada a partir de los datos de SCA como el antilogaritmo de la entropía de Shannon, así como a partir de los datos de SIA como el área de la elipse estándar corregida por el número de muestras (SEAc), indicó que el atún rojo consumió una dieta más variada en 2012 que en 2013. Se observaron diferencias interanuales tanto en la ingesta diaria de

alimento (918.91 g/día en 2012 y de 1,924.95 g/día en 2013) como en la ración de comida diaria ( $2.52 \pm 1.24\%$  de masa corporal de atún (BM)/día y  $5.84 \pm 1.06\%$  BM/día, respectivamente). Tales diferencias sustanciales se deban probablemente a que la temperatura del agua de mar fue distinta entre las dos fechas de muestreo de ambos años.

## 1.2. Introducción

Cada primavera, el atún rojo atlántico (ABFT), *Thunnus thynnus* (L., 1758), cruza el Estrecho de Gibraltar (SoG) desde el Océano Atlántico en dirección a las zonas de desove en el mar Mediterráneo (Rodríguez-Roda 1964). A partir de mediados de julio, la mayoría de estos atunes inician una migración post-reproductora de vuelta hacia las áreas de alimentación del Atlántico (Aranda *et al.* 2013; Abascal *et al.* 2016). Sin embargo, un importante volumen de capturas comerciales de ABFT con cebo vivo (agosto a marzo) y línea de mano (junio a agosto) (De la Serna *et al.* 2004; Cort y Abaunza 2015) son indicativas de una prolongada residencia de ABFT en el SoG. Esta población de ABFT probablemente está constituida por individuos procedentes de distintas fuentes: a) peces que llegaron del Mediterráneo después de terminar el desove, b) residentes de la zona y, c) individuos que eventualmente han sido liberados después de semanas de confinamiento en las almadrabas, al superar éstas la cuota de captura. Además de ser una mera zona de tránsito para muchos animales migratorios, como los túnidos, el SoG también es utilizado por muchos organismos marinos como una importante área de alimentación (Buencuerpo *et al.* 1998; Cañadas y Sagarminaga 2000; Cañadas *et al.* 2005). Las características oceanográficas de esta región promueven la surgencia de aguas ricas en nutrientes y el aumento de la producción primaria (Cheney y Doblar 1982; Parrilla y Kinder 1987; Tintoré *et al.* 1991; Sarhan 2000; Font *et al.* 2002), que permiten mantener una amplia y variada red trófica.

Las últimas evaluaciones de ICCAT (2014, 2015, 2016) indican que la biomasa de la población reproductora oriental de ABFT muestra claros signos de recuperación. Un

aumento sustancial de la población de ABFT, en un área en particular, puede tener un impacto significativo en las comunidades de presas potenciales y causar modificaciones en las relaciones tróficas dentro del ecosistema (Baum y Worm 2009; Butler *et al.* 2010). Por lo tanto, un conocimiento profundo de los hábitos alimentarios del ABFT y su estructura trófica es fundamental para la gestión de los recursos y la preservación del ecosistema.

Tradicionalmente, la dieta del ABFT se ha estudiado mediante el análisis de contenidos estomacales (SCA), que aporta información detallada sobre las presas ingeridas horas antes de la captura. El análisis de isótopos estables (SIA) se ha convertido en un método útil para complementar los análisis del tracto digestivo, ya que proporcionan información sobre las presas asimiladas en escalas de tiempo más prolongadas (Peterson y Fry 1987; Logan *et al.* 2006). En general, la razón entre los isótopos estable del carbono ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ , expresado como  $\delta^{13}\text{C}$ ) aumenta moderadamente a lo largo de la cadena trófica (alrededor del 1‰ por nivel trófico), y aporta información sobre las fuentes de alimento (Fry 2006). Por otra parte, el cociente entre las abundancias de los isótopos estables del nitrógeno ( $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ) aumenta abundantemente (alrededor del 3‰ de la fuente de alimento a los tejidos del consumidor), y se utiliza como indicador del nivel trófico de los consumidores (Post 2002). Además, la composición isotópica de las presas y los depredadores, junto con el fraccionamiento isotópico presa-depredador pueden utilizarse en modelos de mezcla para estimar la proporción asimilada de cada tipo de presa en la dieta del depredador (Parnell *et al.* 2010). Los isótopos estables son también buenos descriptores del nicho trófico, y los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en los tejidos del depredador nos permiten estimar parámetros tróficos tales como la amplitud y el solapamiento del nicho (Bearhop *et al.* 2004; Newsome *et al.* 2007; Parnell *et al.*



2010; Syväranta *et al.* 2013). Los objetivos de este capítulo son determinar la composición de la dieta del ABFT en el SoG y evaluar las variaciones inter e intra-  
anuales en los patrones de alimentación utilizando una combinación de SCA y SIA.

### *1.3. Material y métodos*

#### 1.3.1. Muestras

Los ABFT fueron capturados por barcos de cebo vivo en el SoG cerca de Tarifa, localizado al sur de la península ibérica (lat. 35°55' a 36°95' N, long. 5°85' a 5°17' W) (Fig.1), al atardecer entre el 1 de Octubre y el 18 de Diciembre de 2012 (n = 121), y entre el 25 de Agosto y el 18 de Octubre de 2013 (n = 61). Se anotó a bordo la longitud recta a la horquilla (FL) en cm (Tabla 1). Los estómagos y muestras de tejido hepático y de músculo blanco se almacenaron a -20°C hasta su análisis. En la zona del SoG, se muestrearon de uno a tres ejemplares de las presas más representativas de la dieta del atún y se conservaron a -20°C hasta el análisis isotópico.

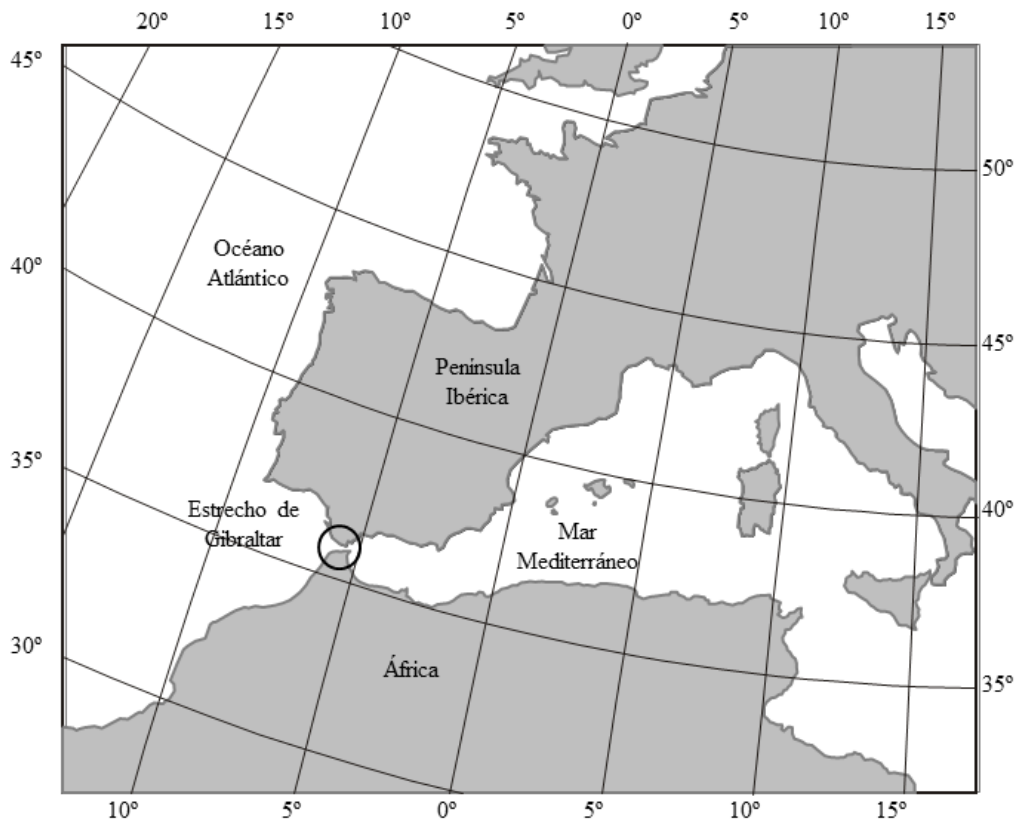


Fig.1. Localización del muestreo de ABFT (círculo)

### 1.3.2. Análisis de contenidos estomacales (SCA)

Una vez descongelados, los estómagos fueron diseccionados y su contenido secado con papel absorbente. Las presas se identificaron utilizando claves de identificación específicas hasta el nivel taxonómico más bajo posible (Clarke *et al.* 1986; Härkönen 1986; Campana 2004; Tuset *et al.* 2008; Froese y Pauly 2010). Posteriormente, las presas fueron agrupadas por taxón y se registró el peso húmedo con una precisión de 0.01 gramos. Dos especies del género *Scomber*, caballa (*S. scombrus*) y estornino Atlántico (*S. colias*), el pejerrey (*Atherina presbyter*), especies del género *Trachurus*, dos especies del género *Pagellus*, el aligote (*P. acarne*) y la breca o pagel (*P.*

*erythrinus*), y la boga (*Boops boops*) fueron utilizadas como cebo vivo o carnada por los pescadores. Por lo tanto, estas especies no fueron consideradas en los análisis. Los estómagos que únicamente contenían cebo o carnada también fueron excluidos de los SCA.

#### 1.3.3. Análisis de isótopos estables (SIA)

Las muestras de hígado y músculo blanco de ABFT, y las presas enteras, fueron descongeladas y enjuagadas con agua destilada con el fin de eliminar restos de sangre e impurezas. El exoesqueleto del *Polybius henslowii* se eliminó antes del SIA. Seguidamente las muestras fueron liofilizadas y homogeneizadas con la ayuda de una maja y un mortero. Se colocaron alícuotas de ~1 mg en cápsulas de estaño para el análisis del  $\delta^{15}\text{N}$ . Antes de analizar el  $\delta^{13}\text{C}$ , los lípidos fueron extraídos de las muestras con cloroformo:metanol (2:1 v/v) como se describe en Varela *et al.* (2013). Los isótopos estables fueron medidos en un sistema de flujo gaseoso continuo usando un analizador elemental (Thermo Finnigan Flash EA 1112) acoplado con un espectrómetro de masas de relaciones isotópicas (Thermo Finnigan Delta Plus). Los resultados fueron expresados usando la notación estándar  $\delta$  como partes por mil (‰) (Peterson y Fry 1987).

#### 1.3.4. Análisis de datos

Para evaluar si el número de individuos analizados (en cada año o en el total) era suficiente para describir la composición de la dieta a través del análisis de presencia-ausencia, se calcularon las curvas de acumulación de especies (CPCs) (Ferry y Cailliet

1996). Las CPCs se generaron mediante el re-muestreo aleatorio de los estómagos (1,000 veces) usando el programa informático EstimateS 8.2.0 para el sistema operativo Windows (Colwell 2009). Posteriormente, se representó el número promedio de tipos de presas aparecidas en un único estómago frente al número acumulado de estómagos muestreados. La pendiente resultante de la regresión lineal calculada a partir de los cuatro últimos puntos finales de la CPC se comparó con una línea de pendiente cero utilizando la prueba *t-Student* (Bizzarro *et al.* 2007).

Para determinar la importancia relativa de las diferentes presas en la dieta del ABFT basándonos en el SCA, se calcularon tres índices: frecuencia de ocurrencia (% $O_i$  = número de estómagos que contenían la presa  $i$  x 100 / número total de estómagos no vacíos), porcentaje de composición en peso (% $W_i$  = peso de la presa  $i$  x 100 / peso total de todas las presas) e índice de alimentación ( $AI_i = [\%O_i \times \%W_i] / 100$ ) (Lauzanne 1975; Hyslop 1980). La amplitud del nicho se estimó a partir del antilogaritmo del índice de Shannon-Weaver  $H'$  (Hill 1973), calculado como  $H' = -\sum_i^n \pi_i \ln(\pi_i)$ , donde  $\pi_i$  es la proporción en peso de la presa  $i$  y  $n$  es el número de categorías de presas (Shannon y Weaver 1963).

La estrategia alimentaria, la importancia de cada presa, y los componentes inter e intraindividuales del nicho trófico fueron evaluados usando el método gráfico de Costello (1990) modificado por Amundsen *et al.* (1996). La abundancia específica de la presa  $i$  (% $P_i$ ) se representó frente al % $O_i$  siendo % $P_i = (\sum_i^n S_i / \sum St_i) \times 100$ , donde  $S_i$  es el peso total de la presa  $i$ ,  $St_i$  es el peso total de todos los contenidos estomacales donde aparece la presa  $i$  y  $n$  es el número de categorías de presas (Hyslop 1980).

La tasa de consumo de alimento diaria se estimó de acuerdo con la ecuación propuesta por Olson y Mullen (1986):  $\hat{r} = \sum_{i=0}^I \bar{W}_i / A_i$ , donde  $\hat{r}$  es la ingesta diaria de alimentos medida en gramos por hora,  $\bar{W}_i$  es el peso medio de la presa  $i$  y  $A_i$  es el tiempo promedio requerido para evacuar la proporción media de la presa  $i$ . Aunque los datos de contenidos estomacales no están disponibles para el período entero de 24 horas, estudios previos sugieren que el ABFT se alimenta durante todo el día (Battaglia *et al.* 2012; Medina *et al.* 2015). Por tanto, la ración de comida diaria se calculó como la ingesta diaria de alimento multiplicando por 24 horas y se expresó en porcentaje de masa corporal. La masa corporal se estimó a partir de la longitud según la ecuación  $BM = 0.00000350801 \times FL^{2.878451}$  (Rodríguez-Marín *et al.* 2015), donde BM es la masa corporal en gramos del ABFT y FL su longitud recta a la horquilla en centímetros.

Puesto que no hay información disponible acerca del tiempo de evacuación de las presas para el ABFT, la tasa de consumo de alimento y la ración de comida se calcularon a partir de los valores  $A_i$  determinados por Olson y Boggs (1986) en presas individuales ingeridas por atún de aleta amarilla o rabil, *Thynnus albacares*. Creemos que este criterio es adecuado para el ABFT, dado que son dos especies filogenéticamente próximas. La asignación de los valores de  $A_i$  se basó en la similitud de digestibilidad de cada tipo de presa, teniendo en cuenta la talla y la textura de cada categoría de presa (Griffiths *et al.* 2007; Young *et al.* 2010a). Los estómagos vacíos fueron tenidos en cuenta en los análisis debido a que probablemente reflejan las condiciones naturales de alimentación (Ménard *et al.* 2000).

Para estimar la contribución de las diferentes presas a la dieta del ABFT se aplicó el modelo de mezcla bayesiano SIAR (de sus siglas en inglés, Stable Isotope Analysis)

(Parnell *et al.* 2010). Los factores de discriminación isotópicas utilizados fueron obtenidos de estudios experimentales realizados en ABFT (Varela *et al.* 2011, 2013):  $\Delta^{13}\text{C}_{\text{músculo}} (\text{‰}) = -0.16 \pm 0.64$ ,  $\Delta^{15}\text{N}_{\text{músculo}} (\text{‰}) = 1.64 \pm 0.20$ ,  $\Delta^{13}\text{C}_{\text{hígado}} (\text{‰}) = 0.42 \pm 0.34$ ,  $\Delta^{15}\text{N}_{\text{hígado}} (\text{‰}) = 0.68 \pm 0.42$ .

El nicho isotópico se estimó a partir de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  medidos en músculo e hígado de ABFT mediante el método SIBER (de sus siglas en inglés, Stable Isotope Bayesian in R) (Jackson *et al.* 2011) disponible en el paquete SIAR (Parnell *et al.* 2010). Este método se basa en medidas de áreas de elipses no influenciadas por el número de muestras (SEAc) representadas en un gráfico biplot  $\delta^{13}\text{C}$  (eje x) y  $\delta^{15}\text{N}$  (eje y).

Las diferencias en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  entre tejidos y años fueron analizadas mediante el test *t*-student (*t*-test) o U de Mann Whitney (*U*-test). La relación entre la talla del ABFT (FL) y las variables isotópicas fue evaluada mediante un análisis de regresión lineal. Se tomó un nivel de significación de  $\alpha = 0.05$  para todas las pruebas estadísticas. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa estadístico R (R Core Team 2015). Los conjuntos de datos se expresan como media  $\pm$  desviación estándar (SD).

## 1.4. Resultados

### 1.4.1 Análisis de contenidos estomacales (SCA)

Las tallas de los atunes oscilaron entre 77 y 212 cm en 2012 (media  $\pm$  desviación estándar:  $130.45 \pm 24.74$  cm) y entre 105 y 152 cm en 2013 ( $119.92 \pm 8.86$  cm). De los 121 estómagos analizados en 2012, 38 estaban vacíos o contenían solamente cebo o carnada, y los 83 restantes contenían 13.9 kg de presas (con un peso promedio de presas en estómagos no vacíos de  $167.53 \pm 282.90$  g). En 2013, 17 de los 61 estómagos examinados estaban vacíos o contenían solamente cebo o carnada, y los 44 restantes contenían 13.9 kg de presas (con un peso promedio de presas en estómagos no vacíos de  $316.42 \pm 388.88$  g). El promedio de categorías de presas distintas por estómago no vacío fue de  $2.52 \pm 1.80$  en 2012 y de  $3.14 \pm 2.08$  en 2013 (Tabla 1).

Tabla 1. Resumen de los datos del análisis de contenidos estomacales (SCA). FL, longitud recta a la horquilla en centímetros; n, número de estómagos; kg, kilogramos y g, gramos. Los conjuntos de datos se expresan como media  $\pm$  desviación estándar (SD).

	2012 (1 Oct – 18 Dic)	2013 (25 Ago – 18 Oct)
FL (cm)	$130.45 \pm 24.74$	$119.92 \pm 8.86$
Número de estómagos muestreados	121	61
Porcentaje de estómagos que contienen presa	68.60% (n = 83)	72.13% (n = 44)
Porcentaje de estómagos vacíos o que solo contienen cebo	31.40% (n = 38)	27.87% (n = 17)
Biomasa total de presas (g)	13,905.16	13,922.38
Peso promedio de presas en estómagos no vacíos (g)	$167.53 \pm 282.90$	$316.42 \pm 388.88$
Promedio de categorías de presas distintas por estómago no vacío	$2.52 \pm 1.80$	$3.14 \pm 2.08$



Las CPCs para el año 2013 y para la combinación de datos de ambos años alcanzaron la asíntota en los últimos 4 puntos ( $t = 1.73$ ,  $p = 0.23$ ). Sin embargo, en 2012 la pendiente de los últimos cuatro puntos fue significativamente diferente a cero ( $t = 44.46$ ,  $p < 0.001$ ), indicando que es necesario incrementar el tamaño de la muestra para conseguir una completa caracterización de la dieta del ABFT en este año (Fig.2).

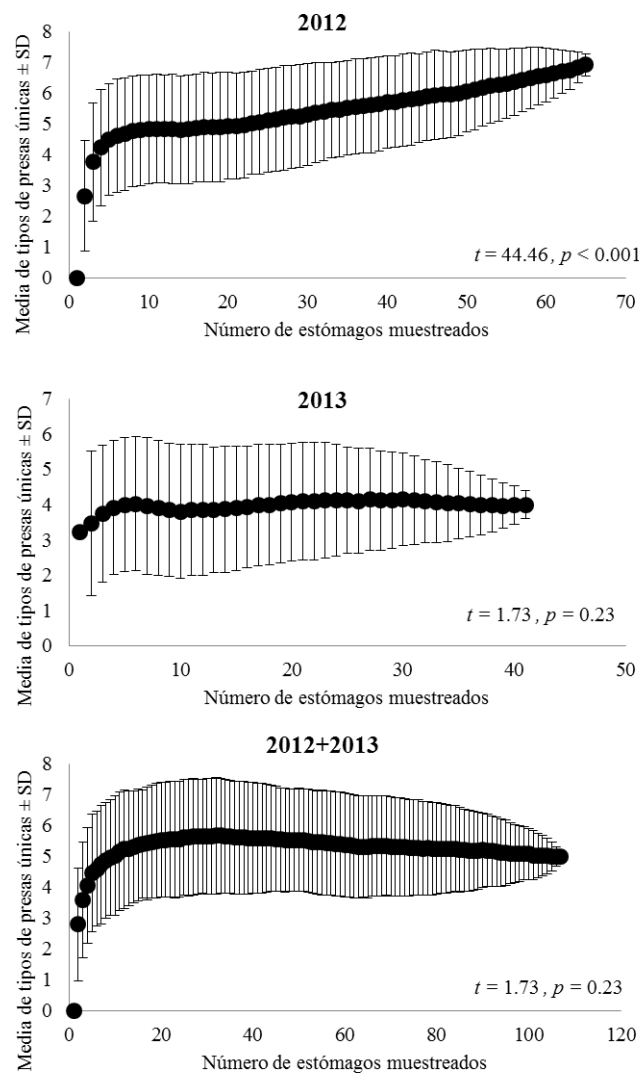


Fig.2. Curvas de acumulación de especies para estómagos muestreados en 2012, 2013 y ambos años juntos.

El ABFT se alimentó de una amplia variedad de especies de peces, cefalópodos y crustáceos. Además, en uno de los estómagos se halló un fragmento de una colonia del tunicado *Pyrosoma atlanticum* (Tabla 2). Los crustáceos fueron el grupo predominante de presas en 2012 y 2013 (AI = 37.47 y AI = 47.22, respectivamente), seguidos por los peces teleósteos (AI = 28.71 y 25.62, respectivamente) y los cefalópodos (AI = 1.55 y AI = 3.03, respectivamente). En términos de %W, %O y AI, *Sergia robusta* fue la presa más importante en ambos años, mientras que la familia Stomiidae fue la presa predominante entre los peces. En general, los peces mesopelágicos (estómidos, mictófidos, sternoptíquidos y trichiúridos) representaron la mayor cantidad de presas vertebradas (AI = 16.29 y AI = 21.44 para 2012 y 2013, respectivamente), mientras que los peces epipelágicos (clupeidos) y batipelágicos (paralépidos y tetragonúridos) tuvieron menor importancia en la dieta. La amplitud del nicho medida como el antilogaritmo del índice de Shannon-Weaver mostró valores más altos en 2012 ( $\exp(H') = 9.50$ ) que en 2013 ( $\exp(H') = 7.24$ ).

Tabla 2. Resultados del análisis de contenidos estomacales de ABFT muestreados en 2012 y 2013. W, peso de cada categoría taxonómica; %W, peso en tanto por ciento; %O, porcentaje de ocurrencia; AI, índice de alimentación; exp ( $H'$ ), amplitud del nicho trófico y  $H'$  es el índice de diversidad de Shannon-Weaver calculado a partir del tanto por uno de W.

Presas	Media W $\pm$ SD (g)		%W (W total en g)		%O (n)		AI	
	2012	2013	2012	2013	2012	2013	2012	2013
<b>Crustáceos</b>	<b>55.84 <math>\pm</math> 137.08</b>	<b>110.27 <math>\pm</math> 194.18</b>	<b>48.59 (6756.13)</b>	<b>48.31 (6726.49)</b>	<b>77.11 (64)</b>	<b>97.73 (44)</b>	<b>37.47</b>	<b>47.22</b>
<i>Sergia robusta</i>	96.93 $\pm$ 133.08	151.29 $\pm$ 188.59	27.89 (3877.20)	41.29 (5748.86)	48.19 (40)	86.36 (38)	13.44	35.66
<i>Acanthephyra pelágica</i>	77.33 $\pm$ 172.28	17.67 $\pm$ 20.21	14.46 (2010.70)	2.54 (353.43)	31.33 (26)	45.45 (20)	4.53	1.15
<i>Pasiphaea</i> spp	28.42 $\pm$ 39.52	29.38 $\pm$ 33.96	2.45 (341.00)	2.95 (411.30)	14.46 (12)	31.82 (14)	0.35	0.94
Restos de crustáceos no-identificados	13.29 $\pm$ 22.59	2.56 $\pm$ 3.45	2.20 (305.64)	0.04 (5.13)	27.71 (23)	4.55 (2)	0.61	0.00
<i>Pasiphaea multidentata</i>	30.66 $\pm$ 26.78	91.36 $\pm$ 119.70	1.54 (214.60)	1.31 (182.72)	8.43 (7)	4.55 (2)	0.13	0.06
<i>Pasiphaea sivado</i>	2.50	12.53 $\pm$ 14.57	0.02 (2.50)	0.18 (25.05)	1.20 (1)	4.55 (2)	0.00	0.01
<i>Polybius henslowii</i>	4.50		0.03 (4.50)		1.20 (1)		0.00	
Anfípodo hipérico	0.10		0.00 (0.10)		1.20 (1)		0.00	
<b>Peces teleósteos</b>	<b>49.76 <math>\pm</math> 126.25</b>	<b>98.95 <math>\pm</math> 198.82</b>	<b>43.32 (6022.87)</b>	<b>43.35 (6036.04)</b>	<b>66.27 (55)</b>	<b>59.01 (26)</b>	<b>28.71</b>	<b>25.62</b>
Estómidos no-identificados *	136.47 $\pm$ 164.54	184.31 $\pm$ 195.24	18.65 (2592.95)	14.56 (2027.42)	22.89 (19)	25.00 (11)	4.27	3.64
Otros mesopelágicos no-identificados*	69.39 $\pm$ 175.84	159.96 $\pm$ 161.20	8.98 (1248.97)	10.34 (1439.63)	21.69 (18)	20.45 (9)	1.95	2.12
<i>Notoscopelus</i> spp		178.76 $\pm$ 168.71		10.27 (1430.07)		18.18 (8)		1.87
<i>Sardinella</i> spp	145.31 $\pm$ 104.85		8.36 (1162.50)		9.64 (8)		0.81	
Restos de peces no-identificados*	35.38 $\pm$ 63.24	19.81 $\pm$ 18.07	2.04 (283.00)	0.57 (79.25)	9.64 (8)	9.09 (4)	0.20	0.05
Mictófidos no-identificados *	93.23 $\pm$ 101.80	117.40 $\pm$ 99.21	2.01 (279.70)	2.53 (352.20)	3.61 (3)	6.82 (3)	0.07	0.17
<i>Maurolicus muelleri</i>	13.08 $\pm$ 21.68		1.13 (157.00)		14.46 (12)		0.16	
<i>Lepidopus caudatus</i>		58.81 $\pm$ 17.90		1.69 (235.24)		9.09 (4)		0.15
<i>Chauliodus sloani</i>	15.00	282.68	0.11 (15.00)	2.03 (282.68)	1.20 (1)	2.27 (1)	0.00	0.05
<i>Ceratoscopelus maderensis</i>		155.80		1.12 (155.80)		2.27 (1)		0.03
<i>Lampanyctus</i> spp	25.92 $\pm$ 30.49	24.25	0.56 (77.75)	0.17 (24.25)	3.61 (3)	2.27 (1)	0.02	0.00
<i>Tetragonurus cuvieri</i>	125.00		0.90 (125.00)		1.20 (1)		0.01	
Paralépidos no-identificados*	32.00 $\pm$ 39.60		0.46 (64.00)		2.41 (2)		0.00	
<i>Arctozenus risso</i>	17.00	9.50	0.12 (17.00)	0.07 (9.50)	1.20 (1)	2.27 (1)	0.00	0.00
<b>Cefalópodos</b>	<b>9.25 <math>\pm</math> 51.84</b>	<b>19.01 <math>\pm</math> 53.57</b>	<b>8.05 (1119.81)</b>	<b>8.33 (1159.85)</b>	<b>19.28 (16)</b>	<b>36.36 (16)</b>	<b>1.55</b>	<b>3.03</b>
<i>Histioteuthis</i> spp	30.72 $\pm$ 25.58	61.34 $\pm$ 54.36	1.99 (276.50)	5.73 (797.48)	10.84 (9)	29.55 (13)	0.22	1.69
<i>Illex coindetii</i>	47.86 $\pm$ 73.17	119.99 $\pm$ 182.27	1.72 (239.31)	2.59 (359.97)	6.02 (5)	6.82 (3)	0.10	0.18
Ommastreídeos no-identificados*	150.33 $\pm$ 213.60		3.24 (451.00)		3.61 (3)		0.12	
<i>Todaropsis eblanae</i>	141.50		1.02 (141.50)		1.20 (1)		0.01	
Restos de cefalópodos no-identificados*	4.33 $\pm$ 3.69	2.40	0.09 (13.00)	0.02 (2.40)	3.61 (3)	2.27 (1)	0.00	0.00
<b>Taliáceos</b>	<b>4.76</b>		<b>0.03 (4.76)</b>		<b>1.20 (1)</b>		<b>0.00</b>	
<i>Pyrosoma atlanticum</i>	4.76		0.03 (4.76)		1.20 (1)		0.00	
exp ( $H'$ ) = 9.50      exp ( $H'$ ) = 7.24								
Una examinación minuciosa de los otolitos recuperados de restos irreconocibles de peces (*) permitió la identificación de <i>Sudis hyalina</i> (Paralepididae), <i>Stomias boa</i> (Stomiidae), <i>Benthosema glaciale</i> , <i>Lampanyctus crocodilus</i> y <i>Myctophum punctatum</i> (Myctophidae).								

El gráfico de Amundsen muestra que el ABFT en el SoG presenta varios grados de especialización sobre diferentes presas (Fig.3). La mayoría de las presas muestran poca ocurrencia y baja abundancia específica, sugiriendo que son presas raras o poco importantes (esquina inferior izquierda del gráfico). El crustáceo *Sergia robusta* fue consumida por un gran número de atunes ( $\%O = 48.19$  y  $\%O = 86.36$  en 2012 y 2013, respectivamente), y puede considerarse la presa dominante de la dieta.

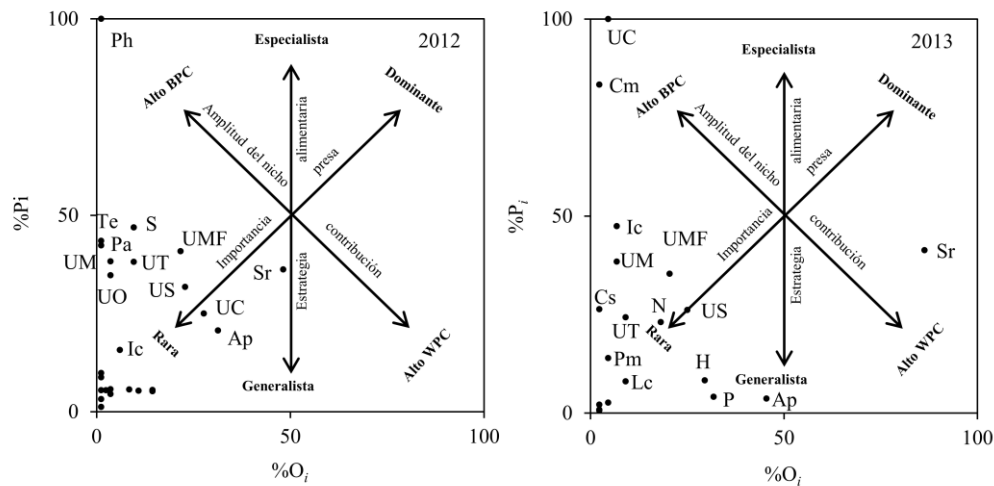


Fig. 3. Representación de la abundancia específica en peso ( $\%P_i$ ) frente al porcentaje de ocurrencia ( $\%O_i$ ) de las presas aparecidas en los estómagos de ABFT en 2012 y 2013 (en base al gráfico de Costello (1990) y modificado por Amundsen *et al.* (1996)). Alto BPC BPC (Between-Phenotype Component), alta competencia interespecífica; alto WPC (Within-Phenotype Component), alta competencia intraespecífica. Ap: *Acanterphyra pelagica*; Cm: *Ceratoscopelus maderensis*; Cs: *Chauliodus sloani*; H: *Histioteuthis* sp.; Ic: *Illex coindetii*; Lc: *Lepidopus caudatus*; N: *Notoscopelus* spp.; Pa: *Pyrosoma atlanticum*; Ph: *Polybius henslowii*; Pm: *Pasiphaea multidentata*; P: *Pasiphaea* spp.; S: *Sardinella* sp.; Sr: *Sergia robusta*; Te: *Todaropsis eblanae*; UC: crustáceos no identificados; UM: mictófidios no identificados; UMF: peces mesopelágicos no identificados; UO: ommastréfidos no-identificados; US: estómidos no-identificados; UT: teleósteos no identificados.

#### 1.4.2. Tasa de consumo

Se observaron variaciones interanuales tanto en la tasa de consumo de alimento diario, como en la ración de comida diaria. Así, mientras la ingesta de alimentos diaria estimada fue de 918.91 g/día en 2012 y 1,924.95 g/día en 2013, la ración de comida diaria mostró valores de  $2.52 \pm 1.24\%$  BM/día y  $5.84 \pm 1.06\%$  BM/día.

#### 1.4.3. Análisis de isótopos estables (SIA)

La media y la desviación estándar de los valores isotópicos de los tejidos muscular y hepático de ABFT y las presas se muestran en las Tablas 3 y 4. Se observaron diferencias significativas interanuales entre las muestras de atún (*t*-test,  $p < 0.01$ ) con la excepción de  $\delta^{15}\text{N}$  en el hígado (*t*-test,  $p = 0.66$ ). Los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  en el tejido muscular fueron significativamente más altos que los valores del tejido hepático (*t*-test,  $p < 0.001$ ); por el contrario, los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  fueron más altos en el hígado (*U*-test,  $p < 0.01$ ) (Tabla 3). Entre las presas, los cefalópodos muestran los valores más altos de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ , mientras que los crustáceos tuvieron, en general, valores isotópicos más bajos (Tabla 4).

Tabla 3. Valores isotópicos,  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  (media  $\pm$  SD), de ABFT agrupados por tejido y año. Los resultados de las comparaciones entre años se muestran en la columna de la derecha y entre tejidos se recogen debajo de los datos comparados.  $t$ , prueba  $t$ -Student;  $U$ , test  $U$  de Man-Whitney.

	2012 (n = 79)	2013 (n = 52)	$p$ -valor, test estadístico
$\delta^{15}\text{N}$			
Músculo	11.09 $\pm$ 0.65	11.38 $\pm$ 0.41	0.003, $t$
Hígado	9.80 $\pm$ 0.57	9.76 $\pm$ 0.39	0.657, $t$
$p$ -valor, test estadístico	< 0.001, $t$	< 0.001, $t$	
$\delta^{13}\text{C}$			
Músculo	-17.61 $\pm$ 0.37	-17.76 $\pm$ 0.24	0.006, $t$
Hígado	-17.28 $\pm$ 0.48	-17.55 $\pm$ 0.50	0.004, $t$
$p$ -valor, test estadístico	< 0.001, $U$	0.003, $U$	

Tabla 4. Media  $\pm$  desviación estándar (SD) de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  (‰) y  $\delta^{15}\text{N}$  (‰) de las principales presas del ABFT recogidas en la región del SoG en marzo de 2013. Datos utilizados en el modelo de mezcla isotópico (SIAR).

Presas	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)
<i>Acantheephyra pelagica</i> (n = 2)	6.09 $\pm$ 0.26	-18.83 $\pm$ 0.04
<i>Pasiphaea sivado</i> (n = 3)	7.63 $\pm$ 0.49	-19.11 $\pm$ 0.05
<i>Polybius henslowii</i> (n = 2)	7.23 $\pm$ 0.46	-19.13 $\pm$ 0.04
<i>Sergia robusta</i> (n = 3)	7.84 $\pm$ 0.61	-18.29 $\pm$ 1.00
<i>Chauliodus sloani</i> (n = 1)	9.26	-18.72
<i>Maurolicus muelleri</i> (n = 3)	9.21 $\pm$ 0.42	-18.91 $\pm$ 0.26
<i>Myctophum punctatum</i> (n = 3)	9.18 $\pm$ 0.66	-18.28 $\pm$ 0.48
<i>Illex coindetii</i> (n = 2)	10.11 $\pm$ 0.70	-17.49 $\pm$ 0.29
<i>Todaropsis eblanae</i> (n = 3)	10.39 $\pm$ 0.57	-17.31 $\pm$ 0.22

Se observó una relación significativa, aunque débil, entre los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  y FL del ABFT ( $r^2 < 0.28$ ,  $p < 0.05$ ), excepto para las muestras de hígado en 2013 ( $r^2 = 0.08$ ;  $p = 0.07$ ) (Fig. 4). Por el contrario, la relación no fue significativa entre  $\delta^{13}\text{C}$  y FL ( $r^2 < 0.05$ ,  $p > 0.05$ ), aunque hubo una relación débil en las muestras de hígado de 2013 ( $r^2 = 0.09$ ,  $p = 0.04$ ).

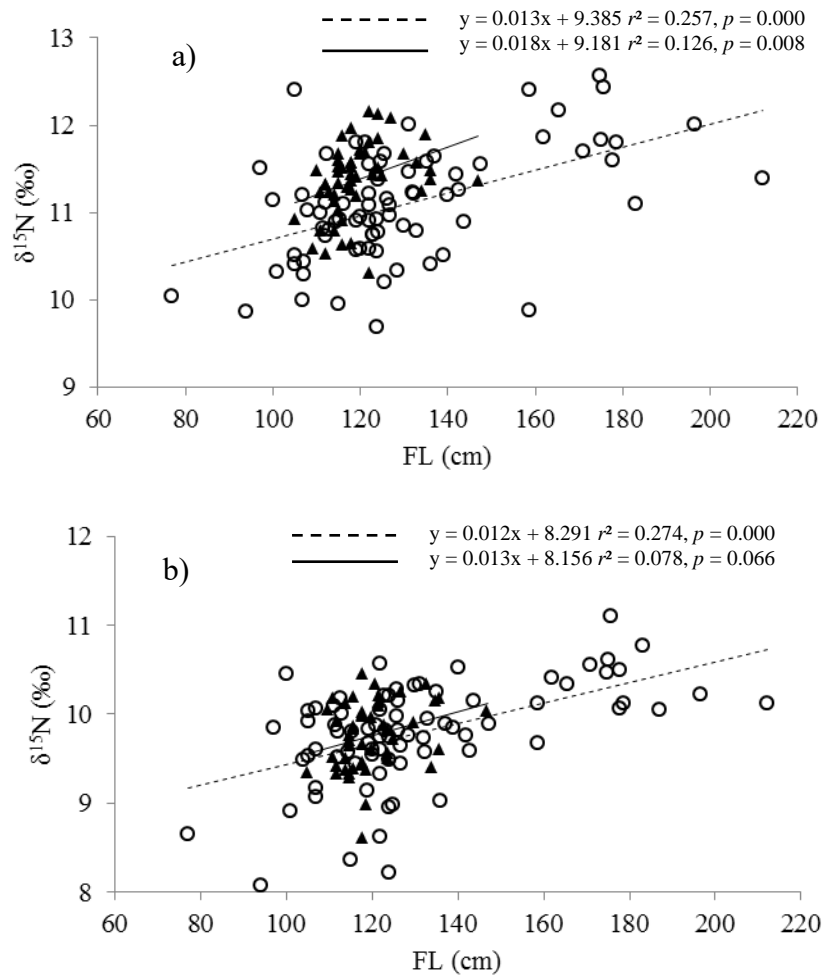


Fig. 4. Relación entre los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  del músculo (a) y del hígado (b) con la longitud recta a la horquilla (FL) en cm. Círculos abiertos, datos de 2012; triángulos rellenos, datos de 2013. Regresión lineal representada con una línea punteada para 2012 y con una línea sólida para 2013.

El modelo de mezcla, SIAR, mostró resultados similares en músculo e hígado. Los cefalópodos constituyeron el grupo de presas más abundante en 2012 y 2013. La pota costera (*Todaropsis eblanae*) fue la especie más importante de presa. La proporción peces y crustáceos estimada en hígado fue mayor que en músculo (Tabla 5). En acuerdo con los resultados de las estimaciones de amplitud del nicho a partir del SCA, la

amplitud del nicho isotópico estimada como SEAc fue mayor en 2012 que en 2013 (Tabla 6).

Tabla 5. Estimaciones del modelo de mezcla isotópico de las contribuciones de cada tipo de presa para el músculo y el hígado de ABFT.

Presas	Músculo					
	2012			2013		
	Límite inferior 95%	Límite superior 95%	Media	Límite inferior 95%	Límite superior 95%	Media
<i>Acanthephyra pelágica</i>	0.42	14.17	7.57	0.00	6.69	2.92
<i>Pasiphaea sivado</i>	0.00	3.98	1.48	0.00	6.79	2.56
<i>Polybius henslowii</i>	0.00	5.06	1.75	0.00	6.62	2.50
<i>Sergia robusta</i>	0.00	20.07	9.26	0.00	10.74	4.87
<i>Chauliodus sloani</i>	0.00	3.68	1.29	0.00	9.72	3.75
<i>Maurolucus muelleri</i>	0.00	3.17	1.12	0.00	7.95	3.01
<i>Myctophum punctatum</i>	0.00	7.24	2.63	0.00	16.17	7.15
<i>Illex coindetii</i>	5.26	47.20	25.91	17.64	46.36	32.28
<i>Todaropsis eblanae</i>	29.71	67.50	48.99	28.19	53.94	40.94

Presas	Hígado					
	2012			2013		
	Límite inferior 95%	Límite superior 95%	Media	Límite inferior 95%	Límite superior 95%	Media
<i>Acanthephyra pelágica</i>	0.00	14.62	6.19	0.00	16.50	7.64
<i>Pasiphaea sivado</i>	0.00	15.53	6.08	0.00	14.66	5.58
<i>Polybius henslowii</i>	0.00	15.82	6.04	0.00	14.78	5.71
<i>Sergia robusta</i>	0.00	26.23	12.03	0.00	28.41	13.30
<i>Chauliodus sloani</i>	0.00	20.90	8.30	0.00	14.97	5.75
<i>Maurolucus muelleri</i>	0.00	19.47	7.28	0.00	12.80	4.91
<i>Myctophum punctatum</i>	0.00	25.88	11.42	0.00	24.70	9.93
<i>Illex coindetii</i>	0.76	37.41	20.10	1.41	40.83	21.71
<i>Todaropsis eblanae</i>	4.62	40.88	22.55	6.32	44.76	25.47



Tabla 6. Amplitud del nicho trófico de ABFT capturado en el SoG en 2012 y 2013, estimada mediante SIBER a partir de los valores isotópicos del músculo y del hígado. SEA, área de la elipse estándar; SEAc, área de la elipse estándar corregida por el número de muestras. La columna de la derecha muestra la probabilidad de que la amplitud del nicho, estimada como SEA, sea menor en un grupo con respecto a otro. Los números entre paréntesis son indicativos de cada grupo.

Grupo	SEA	SEAc	Probabilidad de diferencias entre grupos (%)
			1 vs 2 (00.00)
Músculo 2012 (1)	0.75	0.76	1 vs 3 (65.75)
			1 vs 4 (08.83)
Músculo 2013 (2)	0.24	0.24	2 vs 3 (99.99)
			2 vs 4 (98.94)
Hígado 2012 (3)	0.82	0.83	3 vs 4 (04.58)
Hígado 2013 (4)	0.50	0.51	

## 1.5. Discusión

### 1.5.1. Contenidos estomacales

A diferencia de las conclusiones obtenidas en estudios anteriores, los resultados del presente trabajo sugieren que el ABFT se alimenta activamente en el SoG. Rodríguez-Roda (1964) y Varela *et al.* (2013) encontraron que la mayoría de los estómagos de ABFT capturados en almadrabas del SoG estaban vacíos, mientras que un alto porcentaje de los estómagos analizados en este estudio ( $> 68\%$ ) contenían al menos un tipo de presa. Estas observaciones aparentemente contradictorias pueden ser debidas al tiempo que pasan los peces en las almadrabas antes de la recolección, lo que a menudo hace que el alimento sea digerido por completo (Varela *et al.* 2013). El porcentaje de estómagos no vacíos fue similar al encontrado por otros autores en áreas de alimentación del ABFT en el Atlántico occidental (Chase 2002; Butler *et al.* 2010; Pleizier *et al.* 2012; Logan *et al.* 2015). Además, Chase (2002) registró un peso promedio de presa por estómago no vacío similar al nuestro. Estas observaciones sugieren que los adultos y subadultos de ABFT utilizan las aguas del SoG como una zona de alimentación una vez transcurrida la época reproductora.

Los estudios sobre biología trófica basados en el análisis de contenidos estomacales sugerían que el ABFT se alimenta principalmente de peces y calamares (Chase 2002; Karakulak *et al.* 2009; Logan *et al.* 2011; Medina *et al.* 2015). Por el contrario, en nuestro estudio los crustáceos aparecen como la presa más importante en la dieta del atún. La presencia de crustáceos mesopelágicos (*Sergia*, *Acantheephyra* y *Pasiphaea*) en los estómagos de ABFT fueron también observados por Battaglia *et al.* (2012) en el

Mediterráneo central. En comparación con peces y calamares, estos carídeos tienen un bajo contenido calórico (Cartes *et al.* 2008), sin embargo pueden encontrarse en altas densidades en aguas poco profundas durante la noche (Sardou *et al.* 1996; Vestheim y Kaartvedt 2009), convirtiéndose en un importante recurso alimenticio para los depredadores superiores de la cadena trófica.

Los peces mesopelágicos pertenecientes a las familias Stomiidae y Myctophidae fueron abundantes en los contenidos estomacales de ABFT en el SoG. Estos teleósteos son un importante componente de las redes tróficas, conectando el zooplancton (su principal presa) con los grandes depredadores (Olivar *et al.* 2012). Su abundancia puede estar asociada con eventos de afloramiento (Guglielmo *et al.* 1995; Battaglia *et al.* 2012) como los que ocurren en el SoG (Stanichny *et al.* 2005). En el mar Mediterráneo, los peces mesopelágicos y batipelágicos representan un importante recurso trófico no sólo para el ABFT (Karakulak *et al.* 2009; Battaglia *et al.* 2012; Medina *et al.* 2015), sino también para otros teleósteos y delfines. Por ejemplo, Castriota *et al.* (2007) y Dede *et al.* (2015) mostraron que los mictófidos fueron la presa predominante en la dieta del dorado o llampuga (*Coryphaena hippurus*) y el delfín listado (*Stenella coeruleoalba*), mientras que Consoli *et al.* (2008) y Goñi *et al.* (2011) observaron que el género *Paralepis* era frecuente en la dieta del atún blanco (*Thunnus alalunga*), y Olafsdottir *et al.* (2016) comprobaron que era una de las presas principales de ABFT capturados al sur de Islandia.

La amplitud del nicho trófico, estimada como el antilogaritmo de la entropía Shannon-Weaver, indicó que el ABFT consumió una dieta más diversa en 2012 que en 2013. Medina *et al.* (2015) reportaron valores inferiores de  $\exp(H')$  en ABFT de edad 0

capturados en el Mediterráneo occidental (1.27 a 2.31), sugiriendo que los ejemplares juveniles presentaban una menor diversidad en su dieta que los adultos y subadultos. No es sorprendente observar un aumento de la amplitud del nicho trófico con el aumento del tamaño del cuerpo, ya que los ejemplares de mayor tamaño son capaces de alimentarse tanto de presas grandes como pequeñas, mientras que los individuos más pequeño generalmente están limitados a ingerir presas de pequeño tamaño (Costa 2009).

#### 1.5.2. Tasa de consumo

El presente estudio proporciona la primera información sobre la ingesta y la ración diarias de comida para la población oriental de ABFT. La ingesta diaria de alimento (918.91 a 1,924.95 g/día) sugiere que el ABFT juega un papel importante en la estructura del ecosistema pelágico del SoG. En el Atlántico occidental, la ingesta diaria de alimentos calculada por Butler *et al.* (2010) para esta especie (3,180 g/día) fue considerablemente mayor. En comparación con otras especies de atún, la ingesta diaria estimada aquí es mayor que la calculada para el rabil (*T. albacares*) en el mar Árabe (545.65 g/día) (Varghese y Somvanshi 2016) y el atún de cola larga o tongol (*Thunnus tonggol*) en aguas australianas (123.22 a 229.04 g/día) (Griffiths *et al.* 2009), y similar a la reportada en subadultos de rabil (*T. albacares*) en el Atlántico ecuatorial (1,520.9 g/día) (Ménard *et al.* 2000). Por otra parte, la tasa de consumo diaria (2.52 a 5.84% BM/día) del ABFT en el SoG es bastante superior a las proporcionadas para el atún rojo en el océano Atlántico occidental (2.03% BM/día) (Butler *et al.* 2010) y para el atún rojo del sur (*T. maccoyii*) en el sudoeste del Pacífico (0.73 a 2.69% BM/día) (Young *et*

*al.* 1997). Por el contrario, Maldeniya (1996) estimó valores similares para el rabil en aguas de Sri Lanka (2.3 a 5.5 BM/día).

Las diferencias interanuales observadas en la ingesta y la tasa de consumo diarias son probablemente debidas a la diferencia en la temperatura del agua entre los dos períodos de muestreo. En 2012, todas las muestras fueron recogidas en otoño (temperatura superficial del agua, SST:  $19.65 \pm 1.76^{\circ}\text{C}$ ), mientras que la mayoría de muestras en el 2013 se cogieron a final de verano (SST:  $22.28 \pm 0.22^{\circ}\text{C}$ ). Este resultado es coherente con las observaciones realizadas por Carey *et al.* (1984) de que la temperatura del estómago de ABFT confinados en la Bahía de Santa Margarita (Nueva Escocia, Canadá) disminuía significativamente desde agosto a septiembre-octubre. La temperatura promedio del agua de mar, más cálida en verano, puede acelerar el proceso de digestión al aumentar la temperatura visceral y, a su vez, mejorar la tasa de ingestión de alimentos (Carey *et al.* 1984).

### 1.5.3. Análisis de isótopos estables

Los valores promedio de  $\delta^{15}\text{N}$  medidos en muestras de músculo de ABFT ( $11.09 \pm 0.65\text{‰}$  en 2012 y  $11.38 \pm 0.41\text{‰}$  en 2013) fueron similares a los observados en ABFT capturados en el SoG antes del desove ( $11.03 \pm 0.52\text{‰}$ ) (Varela *et al.* 2013). En mamíferos concurrentes en la zona se han obtenido valores parecidos. De Stephanis *et al.* (2015) comunicaron valores similares de  $\delta^{15}\text{N}$  en el calderón común (*Globicephala melas*) ( $11.38 \pm 0.44\text{‰}$ ), mientras que los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  fueron más altos en la orca (*Orcinus orca*) ( $12.66 \pm 0.33\text{‰}$ ). Estos datos sugieren que el ABFT y el calderón común se encuentran en un nivel trófico similar y podrían competir por los mismos

recursos, mientras que las orcas parecen ocupar posiciones tróficas más altas. De hecho, estudios recientes han demostrado que el ABFT es predado significativamente por orcas (Esteban *et al.* 2014, 2016; De Stephanis *et al.* 2015). Por lo tanto, tal y como ha sido sugerido para el rabil (Scott *et al.* 2012), el ABFT en el SoG se comporta como un mesodepredador (depredador intermedio) más que como un superdepredador (depredador apical).

Los resultados de las estimas del modelo de mezcla en ambos tejidos sugiere que el ABFT se alimenta principalmente de calamares de la familia Ommastrephidae (*Illex coindetii* y *Todaropsis eblanae*), los cuales están situados en niveles tróficos altos en las redes tróficas. Sin embargo, el modelo de mezcla en el hígado estima una mayor contribución de presas que se encuentran en niveles tróficos más bajos (peces y crustáceos mesopelágicos).

La marcada diferencia en cuanto a la contribución de *S. robusta* a la dieta del ABFT estimada con los datos SIA y SCA puede deberse a un sesgo en el muestreo, dado que los atunes fueron capturados durante la tarde cuando los organismos de la familia Sergestidae generalmente suelen concentrarse en altas densidad en aguas someras (Sardou *et al.* 1996; Vestheim y Kaartvedt 2009). No obstante, los resultados de las estimaciones del modelo de mezcla deben tomarse con cautela, puesto que la gran diferencia observada en los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  entre el músculo y el hígado ( $1.28 \pm 0.52$  y  $1.67 \pm 0.40$  para el 2012 y 2013, respectivamente) podrían indicar que los atunes estudiados son migradores recientes en el SoG (Logan *et al.* 2011). Por tanto, el músculo, que tiene una tasa de renovación más lenta en comparación con el hígado en

los atunes (Graham 2008; Madigan *et al.* 2012), podría no estar en equilibrio con las presas locales.

En general, los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  medidos en los tejidos muscular y hepático mostraron una relación positiva (aunque débil) con el tamaño del cuerpo. En el Mediterráneo central, se observó un patrón similar en ABFT de 0.7 a 225 kg (Sarà y Sarà 2007). Jennings *et al.* (2002) sugirieron que los individuos de mayor tamaño suelen mostrar valores de  $\delta^{15}\text{N}$  más altos que los individuos pequeños, ya que se alimentan de presas más grandes situadas en niveles tróficos superiores. En cambio, Ménard *et al.* (2007) y Olson *et al.* (2010) no observaron relación entre el tamaño corporal y los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  en muestras de rabil del Índico y Pacífico, posiblemente se deba a que estos estudios se centraron en un rango de tamaño relativamente estrecho.

Coincidiendo con los resultados de SCA, la diversidad de la dieta medida a través de datos SIA como el área de la elipse estándar Bayesiana corregida por el número de muestras (SEAc) (Jackson *et al.* 2011) fue mayor en 2012. La diferencia en los valores del SEAc entre ambos tejidos puede explicarse por un cambio de dieta reciente que no se refleja en la composición isotópica del músculo debido a su tasa de renovación más lenta en comparación con el hígado (Medina *et al.* 2015).

### *1.6. Conclusiones*

Actualmente, la captura de atún rojo (ABFT) durante todo el año por pescadores comerciales y recreativos en el Estrecho de Gibraltar (SoG) es indicativo de la existencia de una importante población residente de ABFT. Al menos desde finales de verano hasta otoño, adultos y subadultos de ABFT parecen utilizar las aguas del SoG como zona de alimentación. En ella, el atún rojo se alimenta principalmente de invertebrados mesopelágicos (*Sergia robusta*, *Acanphephyra pelagica*, *Pasiphaea* spp., Ommastrephidae) y, en menor medida, de peces mesopelágicos (Stomiidae y Myctophidae) y clupeidos. Estos atunes residentes se comportan como mesodepredadores en lugar de superdepredadores, y probablemente compiten con otros depredadores pelágicos por los mismos recursos tróficos en la zona.



**Capítulo 2. Estudio de los hábitos alimentarios y posición trófica del atún rojo atlántico de edad 0 en el Mediterráneo occidental mediante análisis de contenidos estomacales e isótopos estables**



# Capítulo 2. Estudio de los hábitos alimentarios y posición trófica del atún rojo atlántico de edad 0 en el Mediterráneo occidental mediante análisis de contenidos estomacales e isótopos estables

## 2.1. Resumen

En este capítulo, se estudia la biología trófica del atún rojo juvenil (*Thunnus thynnus*, ABFT) en las costas de Cambrils y Valencia entre 2012 y 2014 mediante análisis de contenidos estomacales (SCA) y de isótopos estables (SIA). El SCA mostró que la dieta de los atunes juveniles se compone de una gran diversidad de presas pelágicas. Aunque los peces dominaron los contenidos estomacales (índice de alimentación, AI = 80.41 a 99.97 y 48.03 a 64.55, para el ABFT de Cambrils y Valencia, respectivamente), los invertebrados (cefalópodos y crustáceos) contribuyeron también significativamente a la dieta. En general, los engráulidos y clupeidos fueron las presas principales de la dieta aunque la cantidad aparecida en los estómagos varió entre las dos zonas. Las estimas de la amplitud del nicho trófico, determinadas a partir de SCA y SIA, sugieren que los ABFT consumieron una dieta más variada en Valencia que en Cambrils. En general, los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  medidos en ambos tejidos fueron similares, lo cual podría indicar que los ABFT se alimentaron en la misma zona durante un período prolongado de tiempo. Los aminoácidos (AAs) esenciales mostraron valores de  $\delta^{13}\text{C}$  más bajos que los no esenciales, mientras que los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  medidos en los AAs tróficos fueron más altos que los registrados en los AAs fuentes. En este estudio se hace una aproximación a

la estimación de la posición trófica (PT) a partir de tres fuentes de datos distintos: SCA, SIA y CSIA-AA (análisis de isótopos estables en aminoácidos). La PT estimada con SCA siempre fue mayor en los ejemplares de Valencia que en los de Cambrils. Por el contrario, en 2012 y 2014 la PT calculada con los datos de SIA fue mayor en los ABFT de Cambrils. En general, las PT estimadas a partir de los tres tipos de datos fueron similares, con valores mayores en Valencia. La PT estimada a partir de los datos de CSIA-AA utilizando la combinación ácido glutámico, como AA trófico, y fenilalanina, como AA fuente, fue la que más se ajustó a los resultados alcanzados con los otros dos métodos.

### 2.2. Introducción

El stock oriental de atún rojo atlántico (ABFT) se reproduce en los meses de verano en el mar Mediterráneo. Una de las principales zonas de puesta se localiza en las aguas que rodean el archipiélago balear, donde las larvas residen en las primeras semanas de su ciclo biológico (Alemany *et al.* 2010). En la zona de Baleares se encuentran larvas en post-flexión de la notocorda de hasta ~10 mm de tamaño en verano (18 a 20 días de vida) (Reglero *et al.* 2011). A partir de este tamaño, las larvas ya no se capturan con los métodos de muestreo comúnmente usados en las campañas de ictioplancton (García *et al.* 2006, 2013; Reglero *et al.* 2012). Unos meses después (de septiembre a noviembre), los juveniles de atún rojo de edad 0 (de 3 a 5 meses de vida) aparecen en aguas poco profundas a lo largo de la costa Ibérica Mediterránea (Rey-Salgado 1978; Compeán-Jimenez y Bard 1983; Sanz Brau 1990).

La costa Ibérica Mediterránea se caracteriza por presentar una anchura de la plataforma continental variable. En la costa mediterránea del noroeste hay dos zonas donde la plataforma es relativamente ancha ( $> 60$  km): el Golfo de León, situada al norte, y el delta del Ebro, más al sur. Entre ambas localizaciones, la plataforma se estrecha, con una anchura siempre inferior a los 30 km, y se caracteriza por la presencia de cañones submarinos (Palomera *et al.* 2007). La circulación oceánica en esta región está dominada por una corriente ciclónica que fluye del sur hacia el oeste (Salat 1996). Este sistema exhibe una considerable actividad de mesoescala que implica cierta variabilidad espacio-temporal, sobre todo en la capa superior durante la temporada de estratificación (Wang *et al.* 1988). A pesar del hecho de que el Mediterráneo es considerada una región

oligotrófica, la costa mediterránea noroccidental es muy productiva (Estrada 1996; Bosc *et al.* 2004). Esto es debido a que la entrada de nutrientes al ecosistema se produce a través de procesos de mezcla verticales controlados por los vientos, afloramientos locales o descargas de los principales ríos de la zona, el Ródano en el Golfo de León y el Ebro en la costa catalana (Agostini y Bakun 2002; Palomera *et al.* 2007).

El atún rojo atlántico (ABFT) ha sido explotado en el mar Mediterráneo desde hace miles de años (Mather *et al.* 1995; Fromentin y Powers 2005). La pesca masiva de juveniles, por parte del cerco, empezó en la década de los años 1970 hasta 2006, año en el que ICCAT (de sus siglas en inglés, International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas) adoptó el Plan de Recuperación Plurianual (PRPA) para el ABFT que supuso la desaparición de la mayor parte de las pesquerías de juveniles en el Mediterráneo, a causa del aumento del tamaño mínimo de captura de 10 kg a 30 kg. En los 11 años que el PRPA ha estado en vigor, la biomasa del stock reproductor (SBB) de atún rojo ha aumentado de forma muy significativa (ICCAT 2014, 2015, 2016).

El estudio de la biología trófica de un depredador superior de la red trófica, como el atún rojo (Corrales *et al.* 2015) permite comprender la dinámica de las relaciones que existen entre especies. La determinación de los vínculos y el grado de interacción en la red alimentaria son requisitos previos indispensables para aumentar nuestro conocimiento sobre el papel de los depredadores, la pesca comercial y el medio ambiente que influyen en la dinámica y estructura de los ecosistemas (Olson *et al.* 2016). Además, los estudios sobre biología trófica aportan información útil para poder establecer métodos adecuados que contribuyan a una correcta administración de los recursos pesqueros.

Tradicionalmente, los estudios sobre la biología trófica del atún rojo se han basado en análisis de los contenidos estomacales (SCA). Este método aporta información detallada, pero puntual, sobre las presas ingeridas en las últimas horas antes de la captura. Los SCA proporcionan datos que además de estar restringidos a una escala temporal reducida, presentan sesgos debido: i) a la alta tasa de digestión que presentan los túnidos (menos de 24 horas), ii) al diferente grado de digestibilidad que presentan las presas y sus componentes (en muchas ocasiones se hace imposible su identificación), y iii) al frecuente regurgitamiento del contenido estomacal debido al estrés en el momento de la captura (Aloncle y Delaporte 1970; Chase 2002).

En las últimas décadas, se han complementado los datos de SCA con análisis de isótopos estables (SIA) en tejidos de los consumidores o en organismos enteros (bulk), que reflejan una integración de todas las presas asimiladas en los tejidos del depredador a distinta escala temporal (Peterson y Fry 1987; Abend y Smith 1997; Logan *et al.* 2006). El cociente entre las abundancias de los isótopos estables del carbono ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ , expresado como  $\delta^{13}\text{C}$ ) se utiliza como indicador de las fuentes de alimento, pues aumenta moderadamente a lo largo de las cadenas tróficas (alrededor del 1‰ por nivel trófico) (Fry 2006). Por otra parte, la razón entre los isótopos estables del nitrógeno ( $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ) aporta información sobre la posición que ocupa un depredador dentro de una red trófica, debido a que aumenta más rápidamente en cada nivel de la cadena trófica (alrededor del 3‰ entre la dieta y el consumidor) (Post 2002). Además, la composición isotópica del depredador puede utilizarse en modelos de mezcla bayesianos para estimar la amplitud y el solapamiento del nicho trófico entre

poblaciones (Bearhop *et al.* 2004; Newsome *et al.* 2007; Parnell *et al.* 2010; Syväranta *et al.* 2013).

Los análisis isotópicos en componentes específicos (CSIA), como aminoácidos (AAs), constituyen un método analítico emergente usado para obtener una información más completa de cada muestra sobre la dieta, las redes alimentarias y las migraciones de animales, sin necesidad de analizar isotópicamente los organismos que forman la base de la red trófica (McClelland y Montoya 2002; Ellis 2012). De forma general, los aminoácidos esenciales son asimilados directamente del alimento sin alterar los esqueletos de carbono (O'Brien *et al.* 2002; McMahon *et al.* 2010), por tanto sin alterar de forma significativa los valores de  $\delta^{13}\text{C}$ . Por el contrario, los aminoácidos no esenciales, al poder ser sintetizados de “novo” por los organismos, suelen presentar valores isotópicos de carbono distintos entre la fuente del alimento y el consumidor. Estudios previos basados en los datos isotópicos del nitrógeno, han determinado que existen una serie de AAs fuentes cuyos valores isotópicos de nitrógeno permanecen prácticamente invariables a lo largo de la red trófica y, por tanto, definen bien el nivel basal del ecosistema. Por el contrario, los AAs tróficos experimentan un enriquecimiento de los isótopos pesados de nitrógeno a lo largo de las interacciones tróficas (McClelland y Montoya 2002; Chikaraishi *et al.* 2007).

Los objetivos de este estudio son determinar la composición de la dieta del ABFT de edad 0 en dos zonas del Mediterráneo Occidental, evaluar las variaciones inter e intra anuales y zonales en los patrones de alimentación y estimar la posición trófica utilizando una combinación de SCA, SIA y CSIA-AA.



### 2.3. Material y métodos

#### 2.3.1 Toma de muestras

Un total de 324 atunes rojos atlánticos (ABFT) de edad 0 fueron capturados en concursos de pesca recreativa con curricán en los meses de septiembre y octubre durante tres años consecutivos (2012-2014). Las capturas se produjeron en horas diurnas frente a las costas de Cambrils y Valencia (Fig.1). En puerto, se registró la longitud recta a la horquilla (FL) en centímetros y el peso total en gramos de cada individuo. Los estómagos y muestras de hígado y de músculo blanco se almacenaron a -20°C hasta su análisis.

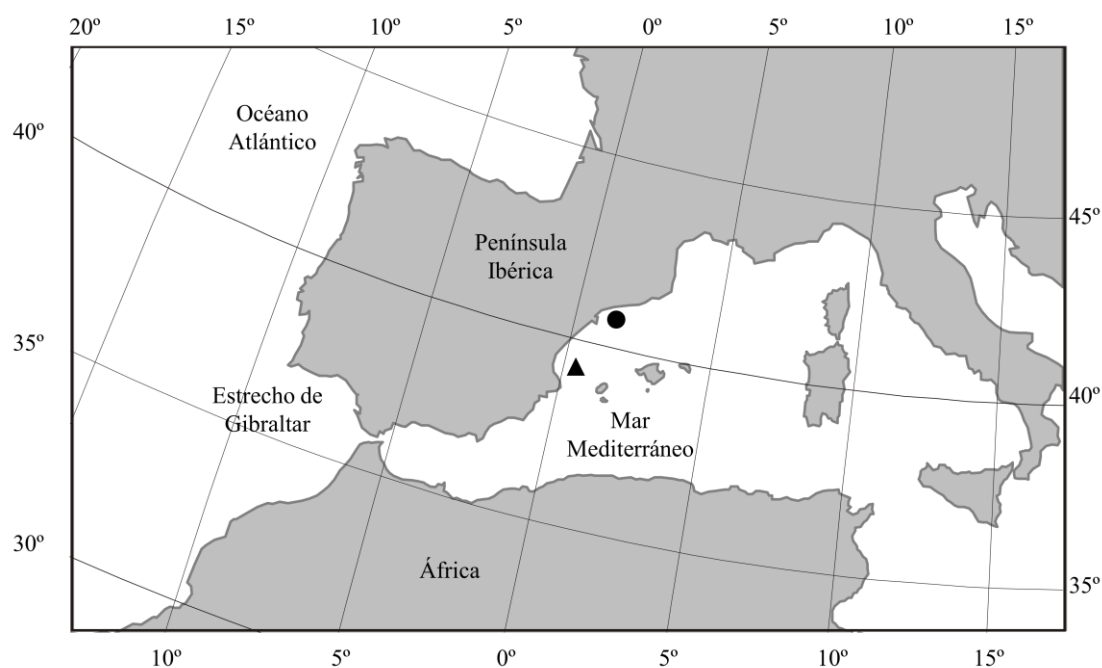


Fig.1. Localización del muestreo de ABFT en Cambrils (círculo) y Valencia (triángulo).

Con el objetivo de analizar la composición isotópica en los niveles tróficos basales de los respectivos ecosistemas se tomaron muestras de copépodos en las dos zonas de estudio en julio de 2013. Las muestras fueron recogidas en el marco de la campaña oceanográfica (MEDIAS) liderada por el Instituto Español de Oceanografía, la cual cubre toda la plataforma peninsular mediterránea. Para ello, se realizaron pescas oblicuas de zooplancton entre 0 m y 45 m de profundidad, con redes bongo (BG-40) equipadas con mallas de 250  $\mu\text{m}$  y 333  $\mu\text{m}$ . La velocidad del buque se mantuvo a 2 nudos, con velocidades de largado y virado de 20 m/min. A bordo, se extrajeron alrededor de 500 copépodos de cada muestra y se limpiaron con agua destilada, con el fin de eliminar impurezas y restos de sal, antes de almacenarlos a  $-20^{\circ}\text{C}$  hasta su posterior análisis isotópico.

### 2.3.2. Análisis de contenidos estomacales (SCA)

Una vez descongelados, los estómagos fueron diseccionados y los contenidos estomacales secados con papel. Los rasgos morfológicos del cuerpo y/o de las partes duras (picos de cefalópodos, otolitos de teleósteos y exoesqueletos de crustáceos) de las presas fueron usados para su identificación hasta el nivel taxonómico más bajo posible utilizando claves de identificación específicas (Clarke *et al.* 1986; Härkönen 1986; Campana 2004; Tuset *et al.* 2008; Froese y Pauly 2010). Ocasionalmente, cuando el avanzado estado de digestión de pequeños crustáceos impedía la visualización de las características morfológicas, se usaron métodos moleculares para su identificación. Las presas fueron agrupadas por taxón y se registró el peso húmedo con una precisión de 0.01 gramos.

### 2.3.3. Análisis de isótopos estables (SIA)

#### 2.3.3.1 Análisis de isótopos estables del conjunto del tejido o del organismo entero

(bulk)

Las muestras de hígado y músculo blanco de ABFT fueron descongeladas y enjuagadas con agua destilada con el fin de eliminar restos de sangre e impurezas. Seguidamente, las muestras de ABFT y de copépodos fueron liofilizadas y homogeneizadas con la ayuda de una maja y mortero. Se colocaron alícuotas de ~1 mg en cápsulas de estaño para el análisis del  $\delta^{15}\text{N}$ . Antes de analizar el  $\delta^{13}\text{C}$  en las muestras de ABFT, los lípidos fueron extraídos con cloroformo:metanol (2:1 v/v) tal como se describe en Varela *et al.* (2013). Debido a la reducida biomasa de copépodos disponible, no se pudo realizar la extracción lipídica y se aplicó la siguiente ecuación matemática para corregir el efecto de los lípidos en los valores del  $\delta^{13}\text{C}$  (Syväranta y Rautio 2010):  $\delta^{13}\text{C} = \delta^{13}\text{C}^* + 7.95 (\text{C:N} - 3.8) / \text{C:N}$ , donde  $\delta^{13}\text{C}$  representa los valores isotópicos del carbono después de la corrección lipídica,  $\delta^{13}\text{C}^*$  los valores isotópicos del carbono con lípidos y C:N la proporción atómica entre el carbono y nitrógeno en la muestra con lípidos.

La abundancia relativa de  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$  y la relación C:N fueron medidas mediante un sistema de gas en flujo continuo (Thermo Finnigan Elementary Analyzer Flash EA 1112) acoplado a un espectrómetro de masas (Thermo Finnigan Delta Plus). Los resultados fueron expresados usando la notación estándar  $\delta$  como partes por mil (‰) (Peterson y Fry 1987).

### 2.3.3.2 Análisis de isótopos estables en aminoácidos (CSIA-AA)

Muestras de hígado y músculo de atunes rojos juveniles (n = 10) capturados en octubre de 2013 y de copépodos muestreados en julio de 2013 frente a Cambrils y Valencia fueron liofilizadas en tubos de vidrio. Con el fin de obtener aminoácidos libres (AAs) mediante hidrólisis ácida, pequeñas cantidades de ~3-5 mg de cada muestra fueron introducidas en viales de 5 ml con una solución 6 N de ácido clorhídrico y se mantuvieron a 150°C durante 70 minutos en una atmósfera inerte de N<sub>2</sub>, (Walsh *et al.* 2014). Seguidamente, las muestras se secaron a 50°C bajo un flujo suave de N<sub>2</sub>. A continuación, las muestras hidrolizadas fueron derivatizadas mediante una solución mezcla de metanol, piridina y cloroformiato de metilo. Los aminoácidos derivados con cloroformiato de metilo, como ésteres de metilo de aminoácidos, fueron separados de la matriz de mezcla mediante extracción líquida con cloroformo. Los compuestos resultantes contenían poco carbono derivado, facilitando el análisis de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de cada AA.

Se inyectó ~2 µg de la disolución de AAs (vía inyección de 1 µl) en modo splitless a 240°C (1 minuto). Para la separación de los AAs se utilizó la columna DB-23 de Agilent Technologies (30 m de longitud, 0.25 mm de diámetro interno y 0.25 µm de grosor) con una velocidad de flujo de 1.2 ml/minuto en el cromatógrafo de gases Trace Ultra GC acoplado a un espectrómetro de masas Thermo Delta V Plus a través de un GS IsoLink. Las muestras fueron analizadas por el Servicio de análisis isotópico de la Universidad de California en Davis.

Para optimizar la separación de los picos correspondientes a los AAs se aplicó el siguiente método: temperatura inicial 50°C durante 2 min; rampa de 50°C hasta alcanzar

120°C (15°C/minuto); rampa de 120°C hasta alcanzar 175°C (2°C/min); rampa de 175°C hasta alcanzar 195°C (2°C/min); y por último, rampa de 195°C hasta alcanzar 250°C durante 9 minutos (8°C/min). Los picos correspondientes a AAs separados en el cromatógrafo de gases fueron quemados a CO<sub>2</sub> o N<sub>2</sub> en una interfaz de combustión a 1,000°C utilizando catalizadores (Ni/Nio/CuO). Las relaciones isotópicas de carbono y nitrógeno ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) se determinaron en el espectrómetro de flujo continuo (Walsh *et al.* 2014).

Con el método descrito anteriormente se midieron los valores isotópicos del carbono y nitrógeno en los siguientes aminoácidos: alanina, ácido aspártico, ácido glutámico, fenilalanina, glicina, isoleucina, leucina, lisina, metionina, prolina y valina. En cambio, la cantidad de treonina y tirosina de la muestra estuvieron por debajo del límite de cuantificación, y no se pudieron medir.

### 2.3.4 Análisis de datos

Para determinar la importancia relativa de las diferentes presas en la dieta del ABFT basándonos en el SCA, se aplicaron tres índices: frecuencia de ocurrencia ( $\%O_i = \text{número de estómagos que contenían la presa } i \times 100 / \text{número totales de estómagos no vacíos}$ ), porcentaje de composición en peso ( $\%W_i = \text{peso de la presa } i \times 100 / \text{peso total de todas las presas}$ ), e índice de alimentación ( $AI_i = [\%O_i \times \%W_i] / 100$ ) (Lauzanne 1975; Hyslop 1980).

Se utilizó el antilogaritmo del índice de diversidad de Shannon  $H'$  para estimar la amplitud del nicho de toda la población y la amplitud promedio del nicho individual

(Hill 1973). La diversidad de la dieta de la poblacional fue calculada como  $H' = \sum_i^n \pi_i \ln(\pi_i)$  (Shannon y Weaver 1963), donde  $\pi_i$  es la proporción en peso de la presa  $i$  y  $n$  es el número de categorías de presas. La media de la diversidad de la dieta individual fue estimada como  $H'_{ind} = \sum_{j=1}^N (-\sum_{i=1}^n \pi_{ij} \ln(\pi_{ij})) / N$ , donde  $\pi_{ij}$  es la proporción en peso de la presa  $i$  en el atún  $j$  y  $N$  es el número de atunes (Krebs 1989). Las diferencias entre grupos (año y zona) fueron analizadas con la prueba de *t-Student* (*t-test*), como se describe en Magurran (1988).

La estrategia de alimentación de cada grupo fue evaluada usando el método gráfico de Tokeshi (1991). Se representó gráficamente la amplitud del nicho de toda la población ( $H'$ ) frente a la amplitud promedio del nicho individual ( $H'_{ind}$ ). Las diferencias en la composición de la dieta entre grupos (año y zona) fueron evaluadas mediante un análisis multivariante por permutaciones de la varianza (PERMANOVA) (Anderson 2001). Se consideró un diseño experimental con dos factores fijos: zona (con dos niveles, Cambrils y Valencia) y año (con tres niveles, 2012, 2013 y 2014), analizándose también la interacción entre ambos factores. El análisis se basó en la matriz de disimilitud utilizando la distancia euclídea con 9,999 permutaciones calculada a partir de los valores de peso de la presa, tras aplicar una transformación logarítmica ( $\log(x+1)$ ) (Anderson 2001).

En cada área de muestreo se aplicó un PERMANOVA unifactorial con el año como factor fijo para evaluar diferencias significativas interanuales en la dieta del atún. A posteriori, las diferencias significativas observadas fueron analizadas mediante el test PERMANOVA por pares. Las diferencias en la dispersión entre los grupos se analizaron mediante un test de homogeneidad de dispersión multivariante por

permutaciones (PERMDISP). Para determinar las especies que contribuyeron en mayor medida a la dieta del ABFT en cada grupo, se empleó un análisis del porcentaje de similitud (SIMPER). Los análisis se realizaron con el paquete estadístico PRIMER v6.1.13 & PERMANOVA+ v1.0.3 (Clarke y Gorley 2006; Anderson *et al.* 2008).

La variabilidad interanual en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  (bulk) en cada zona y para cada tejido fue analizada usando el test no paramétrico Kruskal-Wallis. Todas las comparaciones por pares entre grupos (año, zona y tejido) fueron analizadas mediante test *t*-student (*t*-test) o *U* de Mann Whitney (*U*-test). Se consideró un nivel de significancia de  $\alpha = 0.05$  para todas las pruebas estadísticas. Los análisis se llevaron a cabo con el programa estadístico de software libre R (R Core Team 2015).

El nicho isotópico se estimó a partir de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  medidos en músculo e hígado de ABFT mediante el método SIBER (Stable Isotope Bayesian in R) (Jackson *et al.* 2011) disponible en el paquete SIAR (Parnell *et al.* 2010). Este método se basa en medidas de áreas de elipses no influenciadas por el número de muestras (SEAc) representadas en un gráfico biplot  $\delta^{13}\text{C}$  (eje x) y  $\delta^{15}\text{N}$  (eje y).

### 2.3.4.1 Posición trófica (PT)

La posición trófica (PT) del ABFT se determinó a partir de tres fuentes de datos distintos: SCA, SIA y CSIA-AA. El nivel trófico estimado en base a SCA se calculó mediante la ecuación propuesta por Christensen y Pauly (1992a) como  $PT_{SCA_i} = 1 + \sum_{j=1}^G \pi_{ij} \times PT_j$ , donde  $PT_{SCA_i}$  es la PT del ABFT calculada a partir de los datos SCA para *i* grupos (año y zona); *G*, el número total de categorías de presas;  $\pi_{ij}$ , la fracción en

## Capítulo 2

peso de la presa  $j$  en el grupo  $i$ ;  $PT_j$ , la PT de la categoría de presa  $j$ . Los valores de  $PT_j$  fueron obtenidos de un estudio previo en la misma área (Corrales *et al.* 2015).

La dispersión de la  $PT_{SCA}$  se calculó mediante el índice de omnivoría (IO) definido por la ecuación propuesta por Christensen y Pauly (1992b):

$$IO_i = \sum_{j=1}^G \pi_{ij} \times (PT_j - (PT_{SCA_i} - 1))^2.$$

La PT se estimó también a partir de SIA mediante la ecuación propuesta por Post (2002)

$$\text{y modificada por Olson } et al. (2010): PT_{SIA_{ilk}} = \frac{\delta^{15}N_{predador_{ilk}} - \delta^{15}N_{cop_k}}{\Delta\delta^{15}N_l} + PT_{cop},$$

siendo  $PT_{SIA_{ilk}}$  la posición trófica del ABFT estimada a partir de los datos SIA para  $i$  grupos (años) en  $l$  tejidos (hígado o músculo blanco) y en  $k$  zonas (Cambrils y Valencia),  $\delta^{15}N_{predador_{ilk}}$  el  $\delta^{15}N$  (bulk) del depredador del grupo  $i$  en el tejido  $l$  y en la zona  $k$ ,  $\delta^{15}N_{cop_k}$  el  $\delta^{15}N$  (bulk) de los copépodos (línea base del ecosistema) para la zona  $k$ ,  $PT_{cop}$  la posición trófica de los copépodos en el ecosistema, a la cual se asigna un valor de 2.02 (Corrales *et al.* 2015), y  $\Delta\delta^{15}N_l$  el factor de discriminación trófico entre el depredador y la presa por tejido  $l$ , cuyo valor  $\Delta\delta^{15}N_{músculo} = 1.46\text{‰}$  y  $\Delta\delta^{15}N_{hígado} = 1.62\text{‰}$  fue obtenido de un estudio experimental realizado en juveniles de ABFT (Varela *et al.* 2012).

Por último, se calculó la PT a partir de los valores isotópicos del nitrógeno en el ácido glutámico y la fenilalanina mediante la ecuación propuesta por Chikaraishi *et al.* (2009):

$$PT_{CSIA-AA_i} = 1 + (\delta^{15}N_{glu_i} - \delta^{15}N_{phe_i} - \beta)/(TDF), \text{ donde } PT_{CSIA-AA(glu-phe)_{lk}} \text{ es la posición trófica estimada con los valores de } \delta^{15}N \text{ del ácido glutámico (glu) y la fenilalanina (phe) en } l \text{ tejidos (hígado o músculo blanco) y en } k \text{ zonas (Cambrils y Valencia); } \beta_{glu/phe} = 3.4\text{‰}, \text{ diferencia isotópica entre el ácido glutámico y la fenilalanina en el productor primario (Chikaraishi } et al. 2009); TDF_{glu/phe} = 6.3\text{‰}, \text{ factor de}$$



discriminación isotópico ( $\Delta_{\text{dieta-consumidor}}$ ) calculado como la diferencia entre los valores isotópicos estimados en el ácido glutámico menos la fenilalanina de los juveniles de atunes rojos del Pacífico (*Thunnus orientalis*) menos la diferencia en los valores isotópicos de ambos AAs en la dieta (Bradley *et al.* 2014).

### 2.4. Resultados

#### 2.4.1 Análisis de contenidos estomacales (SCA)

De los 394 estómagos de juveniles de ABFT de edad 0 muestreados en el área de estudio, con un rango de talla entre 22.5 y 46.1 cm y un peso comprendido entre 0.19 y 1.56 kg, sólo 21 estaban vacíos mientras que los 303 restantes (93.52%) contenían al menos una presa. El peso promedio de presas en estómagos no vacíos fue  $10.48 \pm 13.96$  g. Los juveniles de ABFT se alimentaron de 1 a 6 categorías de presas distintas, presentando un promedio por estómago no vacío de entre  $1.35 \pm 0.59$  y  $2.02 \pm 1.11$  tipos de presas en Cambrils y Valencia, respectivamente (Tabla 1).

Tabla 1. Resumen de los datos del análisis de contenidos estomacales (SCA). FL, longitud recta a la horquilla en centímetros (cm); n, número de estómagos; kg, kilogramos y g, gramos. Los conjuntos de datos se expresan como media  $\pm$  desviación estándar (SD).

	Cambrils			
	2012	2013	2014	Todos los años
FL (cm)	35.78 $\pm$ 2.30	38.85 $\pm$ 2.67	31.54 $\pm$ 1.72	35.76 $\pm$ 3.48
Peso del ABFT (kg)	0.89 $\pm$ 0.19	1.26 $\pm$ 0.23	0.62 $\pm$ 0.12	0.94 $\pm$ 0.30
Fecha de captura	07/10	19/10	04/10	
Número de estómagos muestreados	85	53	39	177
Porcentaje de estómagos que contienen presa	94.12% (n = 80)	98.11% (n = 52)	92.31% (n = 36)	94.92% (n = 168)
Porcentaje de estómagos vacíos	5.88% (n = 5)	1.89% (n = 1)	7.69% (n = 3)	5.08% (n = 9)
Biomasa total de presas (g)	679.43	1030.65	525.53	2235.61
Peso promedio de presas en estómagos no vacíos (g)	8.49 $\pm$ 12.40	19.82 $\pm$ 19.43	14.60 $\pm$ 16.97	13.31 $\pm$ 16.52
Promedio de categorías de presas distintas por estómago no vacío	2.02 $\pm$ 1.11	1.44 $\pm$ 0.50	1.36 $\pm$ 0.59	1.70 $\pm$ 0.91

	Valencia			
	2012	2013	2014	Todos los años
FL (cm)	28.53 $\pm$ 3.38	33.47 $\pm$ 4.74	29.76 $\pm$ 1.84	31.14 $\pm$ 4.28
Peso del ABFT (kg)	0.46 $\pm$ 0.21	0.77 $\pm$ 0.34	0.53 $\pm$ 0.12	0.62 $\pm$ 0.29
Fecha de captura	15/09_24/10	15/09_07/11	29/09_11/10	
Número de estómagos muestreados	34	66	47	147
Porcentaje de estómagos que contienen presa	91.18% (n = 31)	95.45% (n = 63)	87.23% (n = 41)	91.84% (n = 135)
Porcentaje de estómagos vacíos	8.82% (n = 3)	4.55% (n = 3)	12.77% (n = 6)	8.16% (n = 12)
Biomasa total de presas (g)	266.15	395.89	279.14	941.18
Peso promedio de presas en estómagos no vacíos (g)	8.59 $\pm$ 7.39	6.28 $\pm$ 8.89	6.81 $\pm$ 9.45	6.97 $\pm$ 8.73
Promedio de categorías de presas distintas por estómago no vacío	1.61 $\pm$ 0.80	1.78 $\pm$ 1.11	1.98 $\pm$ 1.01	1.80 $\pm$ 1.02

Se identificaron al menos 22 taxones de presas incluyendo 6 especies de peces, 4 de cefalópodos, 11 de crustáceos y 1 cnidario. Una fanerógama y un alga sin identificar fueron excluidas de los análisis cuantitativos, ya que muy probablemente fueron ingeridas accidentalmente (Tabla 2 y 3). Los peces constituyeron el grupo predominante de presas tanto en Cambrils como en Valencia (AI = 91.46 y 55.41, respectivamente), seguidos por cefalópodos (AI = 0.28 y 4.96, respectivamente) y crustáceos (AI = 0.04 y 0.97, respectivamente). En términos de %W, %O y AI, *Engraulis encrasicolus* y la familia Clupeidae fueron los taxones más importantes en ambas zonas.

## Capítulo 2

Tabla 2. Resultados del análisis de contenidos estomacales de ABFT muestreados en Cambrils (2012-2014). W, peso de cada categoría taxonómica; %W, peso en tanto por ciento; %O, porcentaje de ocurrencia; AI, índice de alimentación;  $\exp(H')$ , amplitud del nicho poblacional;  $\exp(H'ind)$ , amplitud promedio del nicho individual y  $H'$ , índice de diversidad de Shannon-Weaver calculado a partir del tanto por uno de W.

Cambrils	Media W $\pm$ SD (g)				%W ( W total en g)				%O (n)				AI			
Presas	2012	2013	2014	Todos los años	2012	2013	2014	Todos los años	2012	2013	2014	Todos los años	2012	2013	2014	Todos los años
<b>Peces teleósteos</b>	<b>8.43 <math>\pm</math> 12.40</b>	<b>19.81 <math>\pm</math> 19.43</b>	<b>14.94 <math>\pm</math> 16.92</b>	<b>13.59 <math>\pm</math> 16.67</b>	<b>89.35 (607.06)</b>	<b>99.97 (1030.35)</b>	<b>99.50 (523.02)</b>	<b>96.64 (2160.43)</b>	<b>90.00 (72)</b>	<b>100.00 (52)</b>	<b>97.22 (35)</b>	<b>94.64 (159)</b>	<b>80.41</b>	<b>99.97</b>	<b>96.76</b>	<b>91.46</b>
<i>Engraulis encrasicolus</i>	4.91 $\pm$ 8.85	15.63 $\pm$ 18.26	14.01 $\pm$ 16.62	10.01 $\pm$ 14.80	61.47 (417.62)	80.38 (828.47)	90.62 (476.34)	77.04 (1722.43)	81.25 (65)	100.00 (52)	94.44 (34)	89.88 (151)	49.94	80.38	85.60	69.25
Clupeidos	5.43 $\pm$ 8.14	9.92 $\pm$ 11.16	9.34 $\pm$ 2.41	7.31 $\pm$ 9.16	26.36 (179.13)	19.25 (198.38)	8.88 (46.68)	18.97 (424.19)	41.25 (33)	38.46 (20)	13.89 (5)	34.52 (58)	10.88	7.40	1.23	6.55
<i>Sprattus sprattus</i>	6.63	0.02		3.33 $\pm$ 4.67	0.98 (6.63)	0.00 (0.02)		0.30 (6.65)	1.25 (1)	1.92 (1)		1.19 (2)	0.01	0.00		0.00
<i>Trachurus</i> spp.		3.48		3.48		0.34 (3.48)		0.16 (3.48)		1.92 (1)		0.60 (1)		0.01		0.00
<i>Cepola</i> sp.	3.45			3.45	0.51 (3.45)			0.15 (3.45)	1.25 (1)			0.60 (1)	0.01			0.00
Larvas peces no-identificadas	0.03 $\pm$ 0.03			0.03 $\pm$ 0.03	0.02 (0.12)			0.01 (0.12)	5.00 (4)			2.38 (4)	0.00			0.00
Peces no-identificados	0.10			0.10	0.01 (0.10)			0.00 (0.10)	1.25 (1)			0.60 (1)	0.00			0.00
Mictófidios	0.01			0.01	0.00 (0.01)			0.00 (0.01)	1.25 (1)			0.60 (1)	0.00			0.00
<b>Moluscos</b>	<b>6.75 <math>\pm</math> 10.54</b>	<b>0.30</b>	<b>0.60 <math>\pm</math> 0.79</b>	<b>4.68 <math>\pm</math> 8.99</b>	<b>9.93 (67.46)</b>	<b>0.03 (0.30)</b>	<b>0.46 (2.40)</b>	<b>3.14 (70.16)</b>	<b>12.50 (10)</b>	<b>1.92 (1)</b>	<b>11.11 (4)</b>	<b>8.93 (15)</b>	<b>1.24</b>	<b>0.00</b>	<b>0.05</b>	<b>0.28</b>
<i>Illex coindetii</i>	13.16 $\pm$ 12.13	0.30	0.20 $\pm$ 0.05	7.41 $\pm$ 10.95	9.68 (65.78)	0.03 (0.30)	0.12 (0.61)	2.98 (66.69)	6.25 (5)	1.92 (1)	8.33 (3)	5.36 (9)	0.61	0.00	0.01	0.16
Sepiólidos	0.75 $\pm$ 0.77			0.75 $\pm$ 0.77	0.22 (1.49)			0.07 (1.49)	2.50 (2)			1.19 (2)	0.01			0.01
<i>Todaropsis eblanae</i>			1.79	1.79			0.34 (1.79)	0.08 (1.79)			2.78 (1)	0.60 (1)			0.01	0.00
Gastrópodos	0.10			0.10	0.01 (0.10)			0.00 (0.10)	1.25 (1)			0.60 (1)	0.00			0.00
Ommastreídeos no-identificados	0.03 $\pm$ 0.03			0.03 $\pm$ 0.03	0.01 (0.09)			0.00 (0.09)	3.75 (3)			1.79 (3)	0.00			0.00
<b>Crustáceos</b>	<b>0.17 <math>\pm</math> 0.38</b>		<b>0.02 <math>\pm</math> 0.0</b>	<b>0.15 <math>\pm</math> 0.35</b>	<b>0.71 (4.79)</b>		<b>0.02 (0.10)</b>	<b>0.22 (4.89)</b>	<b>35.00 (28)</b>		<b>13.89 (5)</b>	<b>19.64 (33)</b>	<b>0.25</b>		<b>0.00</b>	<b>0.04</b>
Crustáceos no-identificados	0.90 $\pm$ 1.24		0.01 $\pm$ 0.02	0.31 $\pm$ 0.72	0.26 (1.80)		0.01 (0.06)	0.08 (1.86)	2.50 (2)		11.11 (4)	3.57 (6)	0.01		0.00	0.00
<i>Squilla</i> spp. (larva)	0.06 $\pm$ 0.07		0.03	0.06 $\pm$ 0.07	0.15 (1.01)		0.01 (0.03)	0.05 (1.04)	21.25 (17)		2.78 (1)	10.71 (18)	0.03		0.00	0.00
<i>Medorippe lanata</i> (larva)	1.00			1.00	0.15 (1.00)			0.04 (1.00)	1.25 (1)			0.60 (1)	0.00			0.00
Larvas decápodos no-identificadas	0.05 $\pm$ 0.04			0.05 $\pm$ 0.04	0.09 (0.64)			0.03 (0.64)	16.25 (13)			7.74 (13)	0.02			0.00
Portúnidos (larva)	0.16			0.16	0.02 (0.16)			0.01 (0.16)	1.25 (1)			0.60 (1)	0.00			0.00
<i>Streetsia</i> spp.	0.04 $\pm$ 0.02			0.04 $\pm$ 0.02	0.01 (0.07)			0.00 (0.07)	2.50 (2)			1.19 (2)	0.00			0.00
Gammáridos	0.01 $\pm$ 0.00			0.01 $\pm$ 0.00	0.00 (0.03)			0.00 (0.03)	3.75 (3)			1.79 (3)	0.00			0.00
<i>Percnon gibbesi</i> (larva)	0.03			0.03	0.00 (0.03)			0.00 (0.03)	1.25 (1)			0.60 (1)	0.00			0.00
Carídeos	0.02 $\pm$ 0.00		0.01	0.02 $\pm$ 0.00	0.01 (0.04)		0.00 (0.01)	0.00 (0.05)	2.50 (2)		2.78 (1)	1.79 (3)	0.00		0.00	0.00
<i>Brachyscelus</i> sp.	0.01			0.01	0.00 (0.01)			0.00 (0.01)	1.25 (1)			0.60 (1)	0.00			0.00
<b>Cnidarios</b>	<b>0.06 <math>\pm</math> 0.06</b>			<b>0.06 <math>\pm</math> 0.06</b>	<b>0.02 (0.12)</b>			<b>0.01 (0.12)</b>	<b>2.50 (2)</b>			<b>1.19 (2)</b>	<b>0.00</b>			<b>0.00</b>
Sifonóforos	0.06 $\pm$ 0.06			0.06 $\pm$ 0.06	0.02 (0.12)			0.01 (0.12)	2.50 (2)			1.19 (2)	0.00			0.00
<b>Traqueofitas</b>			0.12	0.12			(0.12)	(0.12)			2.78 (1)	0.60 (1)				
<i>Zostera</i> sp.			0.12	0.12			(0.12)	(0.12)			2.78 (1)	0.60 (1)				
$\exp(H')$					2.76	1.67	1.40	1.99								
$\exp(H'ind)$					1.36	1.17	1.10	1.02								

## Capítulo 2

Tabla 3. Resultados del análisis de contenidos estomacales de ABFT muestreados en Valencia (2012-2014). W, peso de cada categoría taxonómica; %W, peso en tanto por ciento; %O, porcentaje de ocurrencia; AI, índice de alimentación;  $\exp(H')$ , amplitud del nicho poblacional;  $\exp(H'ind)$ , amplitud promedio del nicho individual y  $H'$ , índice de diversidad de Shannon-Weaver calculado a partir del tanto por uno de W.

Valencia	Media W $\pm$ SD (g)				%W (W total en g)				%O (n)				AI			
Presas	2012	2013	2014	Todos los años	2012	2013	2014	Todos los años	2012	2013	2014	Todos los años	2012	2013	2014	Todos los años
<b>Peces teleósteos</b>	<b>9.02 <math>\pm</math> 8.66</b>	<b>7.95 <math>\pm</math> 9.64</b>	<b>6.23 <math>\pm</math> 9.85</b>	<b>7.64 <math>\pm</math> 9.46</b>	<b>70.90 (189.41)</b>	<b>90.37 (357.77)</b>	<b>66.99 (187.00)</b>	<b>77.92 (734.17)</b>	<b>67.74 (21)</b>	<b>71.43 (45)</b>	<b>73.17 (30)</b>	<b>77.92 (96)</b>	<b>48.03</b>	<b>64.55</b>	<b>49.02</b>	<b>55.41</b>
<i>Engraulis encrasicolus</i>	9.47 $\pm$ 10.87	12.09 $\pm$ 12.60	8.97 $\pm$ 12.72	10.45 $\pm$ 12.11	32.04 (85.27)	58.02 (229.71)	48.18 (134.49)	47.76 (449.47)	29.03 (9)	30.16 (19)	36.59 (15)	31.85 (43)	9.30	17.50	17.63	15.21
Clupeidos	9.46 $\pm$ 6.79	6.76 $\pm$ 4.71	7.08 $\pm$ 5.88	7.68 $\pm$ 5.58	35.53 (94.56)	27.34 (108.22)	12.69 (35.42)	25.31 (238.19)	32.26 (10)	25.40 (16)	12.20 (5)	22.96 (31)	11.46	6.94	1.55	5.81
Peces no-identificados	2.86 $\pm$ 4.71	0.64 $\pm$ 1.50	0.81 $\pm$ 1.13	1.11 $\pm$ 2.26	3.22 (8.57)	1.29 (5.11)	1.46 (4.07)	1.89 (17.76)	9.68 (3)	12.70 (8)	12.20 (5)	11.85 (16)	0.31	0.16	0.18	0.22
<i>Trachurus</i> spp.		2.54 $\pm$ 3.78	4.27 $\pm$ 4.38	3.19 $\pm$ 3.80		3.21 (12.70)	4.59 (12.82)	2.71 (25.52)		7.94 (5)	7.32 (3)	5.93 (8)		0.25	0.34	0.16
<i>Arctozenus risso</i>		1.86		1.86		0.47 (1.86)		0.20 (1.86)		1.58 (1)		0.74 (1)		0.01		0.00
Larvas peces no-identificadas	0.00	0.02 $\pm$ 0.02	0.03 $\pm$ 0.03	0.03 $\pm$ 0.02	0.00 (0.00)	0.04 (0.17)	0.08 (0.20)	0.04 (0.38)	3.23 (1)	11.11 (7)	17.07 (7)	11.11 (15)	0.00	0.00	0.01	0.00
<b>Moluscos</b>	<b>8.70 <math>\pm</math> 2.44</b>	<b>3.04 <math>\pm</math> 4.68</b>	<b>6.08 <math>\pm</math> 6.12</b>	<b>5.80 <math>\pm</math> 5.32</b>	<b>26.06 (69.63)</b>	<b>7.68 (30.42)</b>	<b>32.68 (91.22)</b>	<b>20.30 (191.27)</b>	<b>25.81 (8)</b>	<b>15.87 (10)</b>	<b>36.59 (15)</b>	<b>24.44 (33)</b>	<b>6.73</b>	<b>1.22</b>	<b>11.96</b>	<b>4.96</b>
<i>Illex coindetii</i>	8.03 $\pm$ 1.40	3.38 $\pm$ 4.83	4.35 $\pm$ 4.70	4.60 $\pm$ 4.54	12.07 (32.12)	7.68 (30.40)	17.13 (47.81)	11.72 (110.34)	12.90 (4)	14.29 (9)	26.83 (11)	17.78 (24)	1.56	1.10	4.60	2.08
<i>Todaropsis eblanae</i>	9.58 $\pm$ 2.38		15.25 $\pm$ 7.98	12.41 $\pm$ 5.81	7.20 (19.16)		10.93 (30.50)	5.28 (49.66)	6.45 (2)		4.88 (2)	2.96 (4)	0.46		0.53	0.16
Ommastreídeos no-identificados	9.18 $\pm$ 5.13			9.18 $\pm$ 5.13	6.89 (18.35)			1.95 (18.35)	6.45 (2)			1.48 (2)	0.44			0.03
Cefalópodos no-identificados			6.46 $\pm$ 6.16	6.46 $\pm$ 6.16			4.62 (12.91)	1.37 (12.91)			4.88 (2)	1.48 (2)			0.23	0.02
Gastrópodos		0.01 $\pm$ 0.00		0.01 $\pm$ 0.00		0.00 (0.01)		0.00 (0.01)		3.17 (2)		1.48 (2)		0.00		0.00
<b>Crustáceos</b>	<b>0.58 <math>\pm</math> 0.95</b>	<b>0.20 <math>\pm</math> 0.25</b>	<b>0.04 <math>\pm</math> 0.06</b>	<b>0.23 <math>\pm</math> 0.48</b>	<b>3.02 (8.09)</b>	<b>1.94 (7.70)</b>	<b>0.32 (0.89)</b>	<b>1.77 (16.68)</b>	<b>45.16 (14)</b>	<b>60.32 (38)</b>	<b>53.66 (22)</b>	<b>54.81 (74)</b>	<b>1.37</b>	<b>1.17</b>	<b>0.17</b>	<b>0.97</b>
<i>Squilla</i> spp. (larva)	0.62 $\pm$ 0.97	0.29 $\pm$ 0.30	0.03 $\pm$ 0.01	0.35 $\pm$ 0.64	3.01 (8.01)	1.18 (4.66)	0.08 (0.21)	1.37 (12.89)	41.94 (13)	25.40 (16)	19.51 (8)	27.40 (37)	1.26	0.30	0.02	0.38
Crustáceos no-identificados		0.10 $\pm$ 0.20	0.02 $\pm$ 0.02	0.06 $\pm$ 0.15		0.39 (1.54)	0.08 (0.23)	0.19 (1.77)		25.40 (16)	29.27 (12)	20.74 (28)		0.10	0.02	0.04
Hipéridos	0.02	0.18 $\pm$ 0.14	0.00	0.14 $\pm$ 0.14	0.01 (0.02)	0.27 (1.08)	0.00 (0.00)	0.12 (1.10)	3.23 (1)	9.52 (6)	2.44 (1)	5.93 (8)	0.00	0.03	0.00	0.01
Larvas decápodos no-identificadas	0.02 $\pm$ 0.01	0.06 $\pm$ 0.03	0.06 $\pm$ 0.10	0.06 $\pm$ 0.07	0.01 (0.03)	0.08 (0.31)	0.14 (0.38)	0.08 (0.72)	6.45 (2)	7.94 (5)	14.63 (6)	9.63 (13)	0.00	0.01	0.02	0.01
<i>Scyllarus pygmaeus</i> (larva)		0.10		0.10		0.02 (0.10)		0.01 (0.10)		1.58 (1)		0.74 (1)		0.00		0.00
Carídeos			0.03 $\pm$ 0.01	0.03 $\pm$ 0.01			0.02 (0.06)	0.01 (0.06)			4.88 (2)	1.48 (2)			0.00	0.00
Portúnidos (larva)	0.01	0.01		0.01 $\pm$ 0.00	0.00 (0.01)	0.00 (0.01)		0.00 (0.02)	3.23 (1)	1.58 (1)		1.48 (2)	0.00	0.00		0.00
Anomuros (larva)	0.01			0.01	0.01 (0.01)			0.00 (0.01)	3.23 (1)			0.74 (1)	0.00			0.00
<b>Cnidarios</b>	<b>0.02</b>		<b>0.01 <math>\pm</math> 0.01</b>	<b>0.02 <math>\pm</math> 0.01</b>	<b>0.01 (0.02)</b>		<b>0.01 (0.03)</b>	<b>0.01 (0.05)</b>	<b>3.23 (1)</b>		<b>4.88 (2)</b>	<b>2.22 (3)</b>	<b>0.00</b>		<b>0.00</b>	<b>0.00</b>
Sifonóforos	0.02		0.01 $\pm$ 0.01	0.02 $\pm$ 0.01	0.01 (0.02)		0.01 (0.03)	0.01 (0.05)	3.23 (1)		4.88 (2)	2.22 (3)	0.00		0.00	0.00
<b>Algas</b>		0.01		0.01		(0.01)		(0.01)		1.59 (1)		0.76 (1)				
Algas no-identificadas		0.01		0.01		(0.01)		(0.01)		1.58 (1)		0.76 (1)				
$\exp(H')$					4.86	3.19	4.63	4.56								
$\exp(H'ind)$					1.13	1.18	1.26	1.19								

El análisis PERMANOVA detectó diferencias significativas ( $p < 0.001$ ) en la dieta del atún para cada factor (año y zona), así como en la interacción de ambos factores ( $p = 0.02$ ) (Tabla 4). El análisis PERMDISP mostró homogeneidad de varianzas para cada factor ( $p > 0.25$ ) (Tabla 4), sugiriendo que las diferencias obtenidas mediante el análisis PERMANOVA no se debieron a la dispersión de los datos.

Tabla 4. Resultado del PERMANOVA bifactorial y del PERMDISP para la dieta de los atunes juveniles muestreados en los años 2012, 2013 y 2014, en las zonas de Cambrils y Valencia, basado en la distancia euclídea como medida de similitud. Res, residuos; gl, grados de libertad; ss, suma de cuadrados; ms, media de suma de cuadrados; Pseudo-F, valor del estadístico;  $P$  (perm),  $p$ -valor (perms, permutaciones).

PERMANOVA						PERMDISP	
Fuente	gl	SS	MS	Pseudo-F	$P$ (perm)	Fuente	$P$ (perm)
Año	2	30.658	15.329	5.834	< 0.001	Año	0.247
Zona	1	114.640	114.640	43.627	< 0.001	Zona	0.483
AñoxZona	2	19.422	9.711	3.696	0.002		
Res	297	780.430	2.628				
Total	302	941.150					

### 2.4.1.1 Variabilidad interanual.

En Cambrils, el análisis PERMANOVA unifactorial reveló diferencias interanuales en la composición de la dieta ( $p < 0.001$ ). Los resultados del PERMANOVA por pares entre los diferentes niveles del factor año revelaron diferencias significativas entre 2012-2013 y 2012-2014 ( $p < 0.001$ ) (Tabla 6). El análisis PERMDISP mostró homogeneidad de varianzas entre años ( $p > 0.05$ ) (Tabla 5), sugiriendo que las diferencias obtenidas mediante el PERMANOVA no se debieron a la dispersión de los datos.

Tabla 5. Resultado del PERMANOVA y del PERMDISP unifactoriales (año) para la dieta del atún juvenil capturado en Cambrils en 2012, 2013 y 2014, basado en la distancia euclídea como medida de similitud. Res, residuo; gl, grados de libertad; ss, suma de cuadrados; ms, media de suma de cuadrados, Pseudo-F, valor del estadístico;  $P$  (perm),  $p$ -valor (perms, permutaciones).

Cambrils		PERMANOVA				PERMDISP	
Fuente	Df	SS	MS	Pseudo-F	$P$ (perm)	Fuente	$P$ (perm)
Años	2	55.495	27.748	11.509	< 0.001	Años	0.517
Res	165	397.790	2.411				
Total	167	453.280					

Tabla 6. Análisis posterior por parejas de la permutación multivariada de la varianza de la dieta entre años e la zona de Cambrils.

Cambrils		PERMANOVA	
Años	t	$P$ (perm)	
2012-2013	4.349	< 0.001	
2012-2014	3.101	< 0.001	
2013-2014	1.361	0.162	

Los peces fueron el grupo más representativo en Cambrils; no obstante, se observaron diferencias entre años. En 2013 y 2014, *Engraulis encrasicolus* contribuyó de manera similar a la dieta de los atunes en términos de AI (80.38 y 85.60, respectivamente), mientras que en 2012 se observaron valores de AI más bajos (49.94) (Tabla 2). Por otro lado, el análisis SIMPER indicó que la familia Clupeidae tuvo una mayor importancia en 2013 en términos de contribución a la similaridad (55.36%) (Tabla 7). En cuanto a las especies de invertebrados, *Illex coindetii* tuvo una mayor relevancia en 2012 tanto en términos de AI (0.61) como en contribución de similaridad (14.20%) (Tabla 2 y 7).

Tabla 7. Contribución de los principales tipos de presas (expresada como porcentaje) a la dieta del ABFT identificadas por el análisis de similitud (SIMPER).

Presas	2012		2013		2014	
	Cambrils	Valencia	Cambrils	Valencia	Cambrils	Valencia
<i>Engraulis encrasicolus</i>	47.66	27.79	42.85	50.77	65.00	38.39
Clupeidos	33.81	31.73	55.36	31.25	33.39	15.74
<i>Sprattus sprattus</i>	2.03					
<i>Cepola</i> sp.	1.09					
<i>Trachurus</i> spp.			1.74	4.37		6.17
<i>Arctozenus risso</i>				0.70		
Peces no-identificados		4.29		1.81		1.76
<i>Illex coindetii</i>	14.20	14.94		9.81		19.10
<i>Todaropsis eblanae</i>		9.20			1.47	12.59
Ommastréfidos no-identificados		8.68				
Cefalópodos no-identificados						6.18
Larvas de <i>Squilla</i> spp.		3.36		0.88		
Crustáceos no-identificados	0.51					

En Valencia, el análisis PERMANOVA no reveló variaciones interanuales de la dieta ( $p = 0.25$ ). Por otro lado, análisis PERMDISP mostró homogeneidad de varianzas entre años ( $p = 0.12$ ) (Tabla 8).

Tabla 8. Resultado del PERMANOVA y del PERMDISP unifactoriales (año) para la dieta del atún juvenil capturado en Valencia en 2012, 2013 y 2014; basado en la distancia euclídea como medida de similitud. Res, residuo; gl, grados de libertad; ss, suma de cuadrados; ms, media de suma de cuadrados, Pseudo-F, valor del estadístico (Pseudo-F);  $P$  (perm),  $p$ -valor (perms, permutaciones).

Valencia		PERMANOVA				PERMDISP	
Fuente	Df	SS	MS	Pseudo-F	$P$ (perm)	Fuente	$P$ (perm)
Años	2	7.337	3.669	1.266	0.247	Años	0.123
Res	132	382.640	2.899				
Total	134	389.970					



Los peces fueron también el grupo más representativo en Valencia en los tres años de muestreo. *Engraulis encrasicolus* fue la presa más abundante en términos de %W y AI y contribución a la similaridad en 2013 y 2014, mientras que la familia Clupeidae fue la presa principal en 2012 (Tabla 3 y 7). *Illex coindetii* fue la especie de invertebrados más importante en todos los años (Tabla 3 y 7), siendo su contribución mucho más elevada en 2012. Aunque crustáceos aparecieron en más del 45% de los estómagos no vacíos la importancia en términos de %W y AI fue baja excepto para las larvas del género *Squilla* en 2012 (Tabla 3).

En ambas zonas de estudio (Cambrils y Valencia), se observó que la amplitud del nicho poblacional medida como el antilogaritmo del índice de Shannon-Weaver mostró valores más altos en 2012 (Tabla 2 y 3). En Cambrils, el análisis *t*-test por pares reveló valores significativos más altos en 2012 que en 2013 y 2014 (*t*-test,  $p < 0.001$ ), mientras que en Valencia sólo se observaron diferencias significativas entre 2012 y 2013 (*t*-test,  $p = 0.001$ ) (Tabla 9).

Tabla 9: *P* valores resultantes de realizar la prueba *t*-student test por pares para la amplitud del nicho trófico poblacional estimado a través del antilogaritmo del índice de Shannon-Weaver (*H*).

Zona		Cambrils			Valencia	
	Año	2012	2013	2014	2012	2013
Cambrils	2013	< 0.001				
	2014	< 0.001	< 0.001			
	2012	< 0.001	< 0.001	< 0.001		
Valencia	2013	0.024	< 0.001	< 0.001	0.001	
	2014	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.507	0.128

### 2.4.1.2 Comparación de la dieta del atún rojo entre Cambrils y Valencia

El análisis PERMANOVA a posteriori entre pares detectó diferencias significativas entre Cambrils y Valencia en los tres años de muestreo ( $p < 0.001$ ) (Tabla 10).

Tabla 10. Análisis posterior por parejas de la permutación multivariada de la varianza de la dieta entre zonas en cada año.

Cambrils-Valencia	PERMANOVA	
	t	P(permutation)
2012	1.967	< 0.001
2013	5.902	< 0.001
2014	4.239	< 0.001

En términos de %W y AI y contribución a la similaridad, los peces fueron el grupo más representativo tanto en Valencia como en Cambrils en los tres años de muestreo (Tablas 2, 3 y 7). Los engráulidos y clupeidos tuvieron una mayor importancia en la dieta de los ejemplares capturados en Cambrils, mientras que los cefalópodos de la familia Ommastrephidae fueron más importantes en Valencia (Tablas 2, 3 y 7).

La amplitud de nicho trófico poblacional, medida como el antilogaritmo del índice de Shannon-Weaver, fue significativamente mayor en los atunes capturados en Valencia que en los de Cambrils ( $t$ -test,  $p < 0.001$ ) (Tablas 2, 3 y 9).

El método gráfico de Tokeshi reflejó diferencias en las estrategias alimentarias entre ambas zonas de estudio (Fig. 2). En general, los atunes capturados en Cambrils se alimentaron de una gran biomasa de un reducido número de especies, exhibiendo una estrategia alimentaria especialista (Tabla 2, Fig. 2). Por contra, los juveniles capturados en Valencia predaron sobre un mayor número de presas (3 a 4 tipos de presas distintas),

pero cada individuo se alimentó de uno o dos tipos de presa principales, exhibiendo un comportamiento generalista heterogéneo (Tabla 3, Fig. 2).

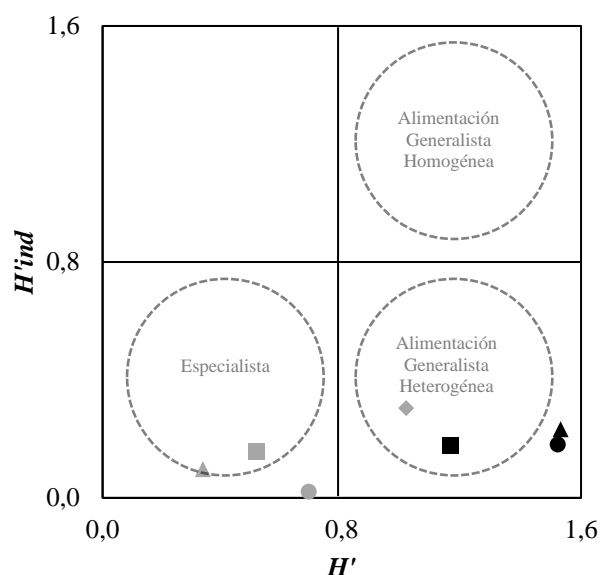


Fig. 2. Estrategias alimentarias (método gráfico de Tokeshi, 1991). ( $H'$ ), diversidad de la dieta poblacional; ( $H'_{ind}$ ), diversidad media de la dieta individual. El color gris representa los individuos capturados en Cambrils y el color negro en Valencia. Rombos, capturas realizadas en 2012; cuadrados, en 2013; triángulo, en 2014; círculo, todos los años juntos.

### 2.4.2 Análisis de isótopos estables del conjunto del tejido (SIA)

En las tablas 11 y 12 se recogen los valores de la media y la desviación estándar de las medidas de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en músculo e hígado de ABFT juvenil capturados en Cambrils y Valencia. En la comparación entre tejidos muestreados en el mismo año, no se observaron diferencias significativas en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  tanto en Cambrils como en Valencia ( $U$ -test o  $t$ -test,  $p > 0.05$ ), excepto en las muestras de Valencia en 2014 ( $U$ -test,  $p < 0.01$ ). Por el contrario, los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  en músculo fueron significativamente

más altos que en hígado ( $U$ -test o  $t$ -test,  $p < 0.001$ ), con la excepción de los atunes muestreados en Cambrils en 2012 y 2013 ( $U$ -test o  $t$ -test,  $p > 0.05$ ).

Tabla 11. Valores isotópicos,  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$ , expresados como media  $\pm$  SD, de ABFT de edad 0 de Cambrils y Valencia (2012 - 2014). Los resultados estadísticos de las comparaciones entre ambos tejidos se muestran en la cuarta y séptima columnas para el carbono y nitrógeno, respectivamente. n, número de muestras;  $t$ , prueba  $t$ -Student y  $U$ , prueba  $U$  de Man-Whitney.

Grupo	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)			$\delta^{15}\text{N}$ (‰)		
	Músculo	Hígado	$p$ -valor	Músculo	Hígado	$p$ -valor
	Media $\pm$ SD (n)	Media $\pm$ SD (n)		Media $\pm$ SD (n)	Media $\pm$ SD (n)	
Cambrils 2012	-17.89 $\pm$ 0.21 (25)	-17.81 $\pm$ 0.25 (25)	$t, p = 0.214$	9.18 $\pm$ 0.56 (25)	9.24 $\pm$ 0.63 (25)	$t, p = 0.723$
Cambrils 2013	-17.82 $\pm$ 0.17 (25)	-17.74 $\pm$ 0.34 (25)	$U, p = 0.453$	9.07 $\pm$ 0.36 (25)	8.91 $\pm$ 0.39 (25)	$U, p = 0.194$
Cambrils 2014	-17.31 $\pm$ 0.11 (25)	-17.31 $\pm$ 0.11 (25)	$t, p = 0.963$	9.50 $\pm$ 0.50 (25)	8.94 $\pm$ 0.24 (25)	$U, p < 0.001$
Valencia 2012	-17.71 $\pm$ 0.23 (25)	-18.03 $\pm$ 0.73 (25)	$U, p = 0.058$	8.02 $\pm$ 0.46 (25)	6.55 $\pm$ 0.68 (25)	$U, p < 0.001$
Valencia 2013	-18.15 $\pm$ 0.26 (25)	-18.02 $\pm$ 0.30 (25)	$t, p = 0.109$	9.10 $\pm$ 0.57 (25)	7.92 $\pm$ 0.74 (25)	$U, p < 0.001$
Valencia 2014	-17.92 $\pm$ 0.10 (25)	-17.75 $\pm$ 0.26 (25)	$U, p = 0.003$	8.93 $\pm$ 0.44 (25)	8.52 $\pm$ 0.39 (25)	$t, p < 0.001$

En la comparación por años, se observó diferencias significativas en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  en ambos tejidos tanto en Cambrils como en Valencia (Kruskal-Wallis,  $p < 0.05$ ) (Tabla 12). Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  en los ejemplares capturados en Cambrils en 2014 mostraron diferencias significativas con aquellos muestreados en 2012 y 2013 tanto en músculo como en hígado ( $U$ -test,  $p < 0.001$ ), mientras que entre los años 2012 y 2013 no se observaron tales diferencias ( $U$ -test,  $p > 0.05$ ). Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  medidos en el tejido muscular de los juveniles muestreados en Valencia fueron significativamente distintos entre los tres años ( $U$ -test,  $p < 0.001$ ). Por el contrario, en el tejido hepático únicamente se observaron diferencias entre 2013 y 2014 ( $U$ -test,  $p < 0.001$ ). En cuanto al  $\delta^{15}\text{N}$ , también se observaron diferencias significativas en ambos tejidos tanto en Cambrils

como en Valencia (Kruskal-Wallis,  $p < 0.05$ ). Los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  en los ejemplares capturados en Cambrils en 2013 sólo mostraron diferencias significativas con aquellos muestreados en 2014 en el tejido muscular ( $U$ -test,  $p < 0.001$ ), mientras que en hígado se observaron diferencias entre los años 2012-2013 y 2012-2014 ( $U$ -test,  $p < 0.05$ ). En Valencia se observaron diferencias interanuales en los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  en ambos tejidos ( $U$ -test,  $p < 0.001$ ), excepto en músculo entre los años 2013 y 2014 ( $U$ -test,  $p = 0.18$ ).

En la comparación entre zonas muestreadas en el mismo año, se observó diferencias significativas en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  tanto en músculo como en hígado ( $U$ -test o  $t$ -test,  $p < 0.01$ ), excepto en las muestras de hígado de 2012 ( $U$ -test,  $p = 0.27$ ). En cuanto a  $\delta^{15}\text{N}$ , se observó diferencias significativas en los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  en músculo e hígado ( $U$ -test o  $t$ -test,  $p < 0.001$ ), excepto en el tejido muscular en 2013 ( $U$ -test,  $p = 0.60$ ).

Tabla 12. Resultados de los análisis estadísticos de  $\delta^{13}\text{C}$  en los dos tejidos por zona y año. Las dos filas superiores muestran las diferencias interanuales en cada zona ( $K-W$ , Kruskal-Wallis). La parte inferior de la tabla recoge los  $p$ -valores resultantes de aplicar las pruebas  $t$  (prueba  $t$ -Student) o  $U$  (test  $U$  de Man-Whitney). Los cuadrados blancos muestran los valores  $p$  para el músculo y los cuadrados grises para el hígado. Los números entre paréntesis son indicativos de cada grupo.

$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	Músculo	Cambrils ( $K-W$ , $p < 0.001$ )	Valencia ( $K-W$ , $p < 0.001$ )			
	Hígado	Cambrils ( $K-W$ , $p < 0.001$ )	Valencia ( $K-W$ , $p = 0.027$ )			
	Cambrils 2012 (1)	Cambrils 2013 (2)	Cambrils 2014 (3)	Valencia 2012 (4)	Valencia 2013 (5)	Valencia 2014 (6)
Cambrils 2012 (1)		1 vs. 2 ( $U$ , $p = 0.473$ )	1 vs. 3 ( $U$ , $p < 0.001$ )	1 vs. 4 ( $U$ , $p = 0.274$ )	1 vs. 5 ( $t$ , $p = 0.010$ )	1 vs. 6 ( $t$ , $p = 0.349$ )
Cambrils 2013 (2)	1 vs. 2 ( $U$ , $p = 0.239$ )		2 vs. 3 ( $U$ , $p < 0.001$ )	2 vs. 4 ( $U$ , $p = 0.123$ )	2 vs. 5 ( $t$ , $p = 0.003$ )	2 vs. 6 ( $t$ , $p = 0.946$ )
Cambrils 2014 (3)	1 vs. 3 ( $U$ , $p < 0.001$ )	2 vs. 3 ( $U$ , $p < 0.001$ )		3 vs. 4 ( $U$ , $p < 0.001$ )	3 vs. 5 ( $U$ , $p < 0.001$ )	3 vs. 6 ( $U$ , $p < 0.001$ )
Valencia 2012 (4)	1 vs. 4 ( $t$ , $p = 0.003$ )	2 vs. 4 ( $t$ , $p = 0.056$ )	3 vs. 4 ( $U$ , $p < 0.001$ )		4 vs. 5 ( $U$ , $p = 0.932$ )	4 vs. 6 ( $U$ , $p = 0.120$ )
Valencia 2013 (5)	1 vs. 5 ( $t$ , $p < 0.001$ )	2 vs. 5 ( $t$ , $p < 0.001$ )	3 vs. 5 ( $U$ , $p < 0.001$ )	4 vs. 5 ( $U$ , $p < 0.001$ )		5 vs. 6 ( $U$ , $p < 0.001$ )
Valencia 2014 (6)	1 vs. 6 ( $U$ , $p = 0.323$ )	2 vs. 6 ( $U$ , $p = 0.012$ )	3 vs. 6 ( $U$ , $p < 0.001$ )	4 vs. 6 ( $U$ , $p < 0.001$ )	5 vs. 6 ( $U$ , $p < 0.001$ )	

Tabla 13. Resultados de los análisis estadísticos de  $\delta^{15}\text{N}$  en los dos tejidos por zona y año. Las dos filas superiores muestran las diferencias interanuales en cada zona (*K-W*, Kruskal-Wallis). La parte inferior de la tabla recoge los *p*-valores resultantes de aplicar las pruebas *t* (prueba *t*-Student) o *U* (test *U* de Man-Whitney). Los cuadrados blancos muestran los valores *p* para el músculo y los cuadrados grises para el hígado. Los números entre paréntesis son indicativos de cada grupo.

$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	Músculo	Cambrils ( <i>K-W</i> , <i>p</i> = 0.006)		Valencia ( <i>K-W</i> , <i>p</i> < 0.001)		
	Hígado	Cambrils ( <i>K-W</i> , <i>p</i> = 0.028)		Valencia ( <i>K-W</i> , <i>p</i> < 0.001)		
	Cambrils 2012 (1)	Cambrils 2013 (2)	Cambrils 2014 (3)	Valencia 2012 (4)	Valencia 2013 (5)	Valencia 2014 (6)
<b>Cambrils 2012 (1)</b>		1 vs. 2 ( <i>U</i> , <i>p</i> = 0.016)	1 vs. 3 ( <i>U</i> , <i>p</i> = 0.005)	1 vs. 4 ( <i>t</i> , <i>p</i> < 0.001)	1 vs. 5 ( <i>t</i> , <i>p</i> < 0.001)	1 vs. 6 ( <i>U</i> , <i>p</i> < 0.001)
<b>Cambrils 2013 (2)</b>	1 vs. 2 ( <i>U</i> , <i>p</i> = 0.415)		2 vs. 3 ( <i>U</i> , <i>p</i> = 0.583)	2 vs. 4 ( <i>U</i> , <i>p</i> < 0.001)	2 vs. 5 ( <i>U</i> , <i>p</i> < 0.001)	2 vs. 6 ( <i>t</i> , <i>p</i> < 0.001)
<b>Cambrils 2014 (3)</b>	1 vs. 3 ( <i>U</i> , <i>p</i> = 0.080)	2 vs. 3 ( <i>U</i> , <i>p</i> < 0.001)		3 vs. 4 ( <i>U</i> , <i>p</i> < 0.001)	3 vs. 5 ( <i>U</i> , <i>p</i> < 0.001)	3 vs. 6 ( <i>U</i> , <i>p</i> < 0.001)
<b>Valencia 2012 (4)</b>	1 vs. 4 ( <i>t</i> , <i>p</i> < 0.001)	2 vs. 4 ( <i>t</i> , <i>p</i> = 0.412)	3 vs. 4 ( <i>t</i> , <i>p</i> < 0.001)		4 vs. 5 ( <i>U</i> , <i>p</i> < 0.001)	4 vs. 6 ( <i>U</i> , <i>p</i> < 0.001)
<b>Valencia 2013 (5)</b>	1 vs. 5 ( <i>t</i> , <i>p</i> = 0.650)	2 vs. 5 ( <i>U</i> , <i>p</i> = 0.600)	3 vs. 5 ( <i>t</i> , <i>p</i> = 0.412)	4 vs. 5 ( <i>U</i> , <i>p</i> < 0.001)		5 vs. 6 ( <i>U</i> , <i>p</i> < 0.001)
<b>Valencia 2014 (6)</b>	1 vs. 6 ( <i>t</i> , <i>p</i> = 0.084)	2 vs. 6 ( <i>t</i> , <i>p</i> = 0.222)	3 vs. 6 ( <i>t</i> , <i>p</i> < 0.001)	4 vs. 6 ( <i>U</i> , <i>p</i> < 0.001)	5 vs. 6 ( <i>U</i> , <i>p</i> = 0.181)	

En ambas zonas, la amplitud del nicho isotópico, estimado como el área de la elipse estándar bayesiana corregida (SEAc), fue mayor en hígado que en músculo en los tres años de muestreos, excepto en los ejemplares capturados en Cambrils en 2014 (Tabla 14). En Cambrils se observó que la amplitud de nicho fue mayor en 2012. Por otro lado, en Valencia, la amplitud del nicho estimado a partir del hígado disminuyó a lo largo de los tres años de estudio, mientras que el músculo mostró los valores más elevados en 2013.

En la comparación anual entre ambas zonas, el nicho isotópico estimado a partir del tejido hepático mostró valores superiores en Valencia, mientras que el músculo sugirió una mayor diversidad en la dieta de los atunes capturados en Cambrils, excepto en el año 2013 (Tablas 14 y 15).

Tabla 14. Amplitud del nicho trófico de ABFT de edad 0 de Cambrils y Valencia (2012-2014), estimado a partir del análisis SIBER con los valores isotópicos del tejido muscular y hepático. SEA, área de la elipse estándar y SEAc, área de la elipse estándar corregida por el número de muestras. La sexta columna muestra la probabilidad de que la amplitud del nicho, estimada como SEA, sea menor en el músculo en hígado.

Grupos	Músculo		Hígado		Músculo vs. Hígado
	SEA	SEAc	SEA	SEAc	Probabilidad de diferencia entre grupos (%)
Cambrils 2012	0.35	0.37	0.48	0.50	71.00
Cambrils 2013	0.19	0.20	0.41	0.43	86.00
Cambrils 2014	0.18	0.19	0.08	0.08	3.00
Valencia 2012	0.31	0.33	1.47	1.53	100.00
Valencia 2013	0.45	0.47	0.70	0.73	86.00
Valencia 2014	0.13	0.14	0.30	0.31	71.00

Tabla 15. Resultado de la comparación del tamaño del nicho isotópico estimado a partir de SEA. Se muestra la probabilidad de que el primer grupo sea menor en comparación con el otro. Los cuadrados blancos muestran la probabilidad en tanto por ciento para el músculo y los cuadrados grises para el hígado. Los números entre paréntesis son indicativos de cada grupo.

SEA		Probabilidad de diferencia entre grupos (%)				
Grupos	Cambrils 2012 (1)	Cambrils 2013 (2)	Cambrils 2014 (3)	Valencia 2012 (4)	Valencia 2013 (5)	Valencia 2014 (6)
<b>Cambrils 2012 (1)</b>		1 vs. 2 (22.70)	1 vs. 3 (0.00)	1 vs. 4 (99.50)	1 vs. 5 (79.20)	1 vs. 6 (5.50)
<b>Cambrils 2013 (2)</b>	1 vs. 2 (10.40)		2 vs. 3 (0.60)	2 vs. 4 (99.90)	2 vs. 5 (93.80)	2 vs. 6 (20.30)
<b>Cambrils 2014 (3)</b>	1 vs. 3 (13.80)	2 vs. 3 (59.20)		3 vs. 4 (100.00)	3 vs. 5 (100.00)	3 vs. 6 (97.00)
<b>Valencia 2012 (4)</b>	1 vs. 4 (20.50)	2 vs. 4 (69.90)	3 vs. 4 (61.80)		4 vs. 5 (3.90)	4 vs. 6 (0.00)
<b>Valencia 2013 (5)</b>	1 vs. 5 (62.60)	2 vs. 5 (94.80)	3 vs. 5 (92.50)	4 vs. 5 (87.90)		5 vs. 6 (0.70)
<b>Valencia 2014(6)</b>	1 vs. 6 (6.20)	2 vs. 6 (41.60)	3 vs. 6 (32.70)	4 vs. 6 (22.20)	5 vs. 6 (2.90)	

### 2.4.3 Análisis de isótopos estables en aminoácidos (CSIA-AA)

Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en cada aminoácido analizado se muestran en la tabla 16 y 17, respectivamente. El rango de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  medidos en músculo e hígado de 10 ejemplares analizados fue más estrecho (-18.28 a -17.75‰) que el registrado en los

aminoácidos (-26.80 a -5.33‰). Todos los aminoácidos esenciales, excepto la lisina, mostraron valores de  $\delta^{13}\text{C}$  más bajos en comparación con los valores de músculo e hígado (bulk). Dentro de los aminoácidos esenciales, la fenilalanina (-26.80 a -26.10‰), la leucina (-26.03 a -24.99‰), la metionina (-26.61 a -24.51‰) y la valina (-24.52 a -22.23‰) mostraron los valores más bajos. Por el contrario, todos los aminoácidos no esenciales mostraron valores de  $\delta^{13}\text{C}$  más altos que aquellos medidos en el conjunto del tejido muscular y hepático. La glicina (-7.59 a -5.33‰), con la excepción de las muestras de hígado de Valencia (-11.93‰), mostró los valores más altos de  $\delta^{13}\text{C}$ .

En general, los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de los atunes, medidos tanto en el conjunto del tejido hepático y muscular como en aminoácidos, mostraron valores más bajos que aquellos obtenidos en los copépodos (Tabla 16).

Tabla 16. Valores del  $\delta^{13}\text{C}$  en aminoácido analizados y en el conjunto del tejido (bulk) de atunes rojos juveniles (n = 5) y copépodos muestreados en Cambrils y Valencia en 2013. E, aminoácidos esenciales y NE, aminoácidos no esenciales.

Aminoácidos	Cambrils			Valencia		
	Músculo	Hígado	Copépodos	Músculo	Hígado	Copépodos
Alanina (NE)	-13.87 ± 0.79	-14.52 ± 0.35	-18.38	-15.65 ± 0.87	-15.46 ± 0.76	-19.69
Ácido Aspártico (NE)	-14.29 ± 1.68	-10.13 ± 0.76	-18.82	-16.59 ± 1.86	-11.81 ± 2.14	-19.48
Ácido Glutámico (NE)	-17.05 ± 0.47	-16.34 ± 0.53	-19.98	-17.46 ± 0.73	-19.14 ± 6.35	-19.37
Fenilalanina (E)	-26.80 ± 0.55	-26.28 ± 0.37	-28.59	-26.10 ± 0.36	-26.56 ± 0.40	-27.98
Glicina (NE)	-6.34 ± 1.61	-5.33 ± 0.92	-15.65	-7.59 ± 0.99	-11.93 ± 3.23	-17.12
Isoleucina (E)	-18.39 ± 0.52	-19.32 ± 0.52	-23.62	-18.22 ± 1.09	-19.07 ± 0.37	-23.86
Leucina (E)	-24.99 ± 0.40	-26.03 ± 0.07	-28.01	-25.68 ± 0.94	-25.99 ± 0.39	-28.34
Lisina (E)	-16.29 ± 3.54	-14.18 ± 2.13	-17.76	-17.87 ± 1.06	-16.17 ± 1.38	-18.31
Metionina (E)	-24.51 ± 0.82	-25.50 ± 0.32	-21.76	-25.61 ± 0.42	-25.49 ± 0.72	-23.02
Prolina (NE)	-12.20 ± 0.64	-13.17 ± 0.20	-19.88	-13.27 ± 0.61	-12.46 ± 0.74	-17.88
Valina (E)	-22.98 ± 0.79	-24.52 ± 0.44	-27.17	-23.92 ± 0.21	-22.23 ± 0.27	-27.41
Bulk	-17.84 ± 0.08	-17.75 ± 0.31	-20.09	-18.28 ± 0.21	-18.14 ± 0.17	-19.74



Los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  medidos en los aminoácidos tróficos fueron más altos en comparación con los valores isotópicos del tejido en su conjunto (bulk), mientras que los aminoácidos fuente mostraron valores inferiores (Tabla 17). El rango de valores  $\delta^{15}\text{N}$  en los AAs tróficos (19.62 a 24.42‰) fue más estrecho que aquel registrado en los fuentes (-4.48 a 8.88‰). La totalidad de los AAs tróficos medidos en el atún mostraron valores de  $\delta^{15}\text{N}$  más altos que aquellos medidos en los copépodos, mientras que de forma general, los AAs fuentes del atún tuvieron valores de  $\delta^{15}\text{N}$  inferiores (Tabla 17).

Tabla 17. Valores del  $\delta^{15}\text{N}$  en aminoácido analizados y en el conjunto del tejido (bulk) de atunes rojos juveniles (n = 5) y copépodos muestreados en Cambrils y Valencia en 2013. T, aminoácidos tróficos y F, aminoácidos fuentes según McClelland y Montoya (2002) y Chikaraishi *et al.* (2007).

Aminoácidos	Cambrils			Valencia		
	Músculo	Hígado	Copépodos	Músculo	Hígado	Copépodos
Alanina (T)	22.15 ± 0.27	20.47 ± 0.55	11.78	22.05 ± 0.86	22.36 ± 0.33	14.73
Ácido Aspártico (T)	21.94 ± 0.25	21.31 ± 0.41	11.88	21.38 ± 1.13	22.37 ± 0.68	11.97
Ácido Glutámico (T)	20.71 ± 0.68	21.41 ± 1.19	14.14	21.96 ± 1.58	22.70 ± 0.71	15.63
Fenilalanina (F)	0.72 ± 0.65	0.45 ± 0.62	4.70	-0.55 ± 1.18	2.63 ± 1.29	1.92
Glicina (F)	-3.69 ± 0.88	-2.01 ± 0.37	6.48	-4.48 ± 0.64	-0.04 ± 1.08	3.48
Isoleucina (T)	24.42 ± 1.38	20.23 ± 0.48	11.67	21.18 ± 1.12	21.35 ± 0.40	12.21
Leucina (T)	20.93 ± 0.52	19.02 ± 0.89	9.83	20.24 ± 0.92	20.28 ± 0.42	8.75
Lisina (F)	3.66 ± 0.44	3.99 ± 0.77	5.64	4.22 ± 0.28	5.13 ± 0.61	6.33
Metionina (F)	5.79 ± 0.23	5.95 ± 0.58	8.86	5.24 ± 0.52	8.88 ± 0.56	8.54
Prolina (T)	19.62 ± 0.59	19.80 ± 0.20	13.77	19.88 ± 0.76	20.49 ± 1.17	11.98
Valina (T)	24.11 ± 0.58	22.16 ± 0.71	13.21	21.35 ± 1.34	24.20 ± 0.47	14.09
Bulk	8.98 ± 0.22	8.80 ± 0.18	5.60	9.14 ± 0.67	7.73 ± 0.67	5.30

### 2.4.4 Posición trófica (PT)

La estimación de la posición trófica de los atunes de edad 0 calculados a partir de SCA, SIA y CSIA-AA se recoge en la tabla 18. El rango de valores de la PT estimados con los datos de SCA y CSIA-AA presentaron una menor variabilidad ( $PT_{SCA} = 4.00$  a  $4.24$  y  $PT_{CSIA-AA} = 3.63$  a  $4.03$ ) que la obtenida a partir de SIA ( $PT_{SIA} = 2.79$  a  $4.69$ ). En la comparación entre zonas,  $PT_{SCA}$  y  $PT_{CSIA-AA}$  mostraron valores más altos en Valencia, mientras que de forma general  $PT_{SIA}$  fue mayor en Cambrils. En la comparación entre tejidos, los valores de  $PT_{SIA}$  calculados a partir del tejido muscular fueron superiores a aquellos estimados a partir del tejido hepático.

Tabla 18. Valores de la posición trófica (PT) estimada con tres métodos distintos.  $PT_{SCA}$ , posición trófica estimada con datos de SCA (análisis de contenido estomacal).  $PT_{SIA}$ , posición trófica calculada a partir de los datos del SIA y  $PT_{CSIA-AA}$ , PT estimada con datos de isótopos estables medidos en aminoácidos (ácido glutámico-fenilalanina). Los datos se expresan como media  $\pm$  desviación estándar (SD). n, número de individuos.

$PT_{SCA} \pm SD$ (n)			$PT_{SIA} \pm SD$ (n)				$PT_{CSIA-AA} \pm SD$ (n)	
Zona	Cambrils	Valencia	Cambrils		Valencia		Cambrils	Valencia
Tejido			Músculo	Hígado	Músculo	Hígado	Músculo	Músculo
2012	$4.06 \pm 0.22$ (80)	$4.14 \pm 0.36$ (31)	$4.47 \pm 0.38$ (25)	$4.27 \pm 0.39$ (25)	$3.88 \pm 0.31$ (31)	$2.79 \pm 0.42$ (29)		
2013	$4.00 \pm 0.03$ (52)	$4.05 \pm 0.25$ (63)	$4.39 \pm 0.25$ (25)	$4.06 \pm 0.24$ (25)	$4.63 \pm 0.39$ (25)	$3.64 \pm 0.46$ (25)	$3.63 \pm 0.17$ (5)	$4.03 \pm 0.16$ (5)
2014	$4.00 \pm 0.05$ (36)	$4.24 \pm 0.32$ (41)	$4.69 \pm 0.34$ (30)	$4.08 \pm 0.15$ (30)	$4.51 \pm 0.30$ (30)	$4.01 \pm 0.24$ (30)		
Todos los años	$4.02 \pm 0.13$ (168)	$4.13 \pm 0.32$ (135)	$4.53 \pm 0.35$ (80)	$4.13 \pm 0.28$ (80)	$4.32 \pm 0.47$ (86)	$3.48 \pm 0.64$ (84)		

### 2.5. *Discusión*

#### 2.5.1 Análisis de contenidos estomacales

Los datos obtenidos a partir de los análisis de contenidos estomacales indican que los juveniles de atún rojo de edad 0 se alimentan activamente en las dos zonas estudiadas, tal y como se deduce del número reducido de estómagos vacíos encontrados. El SCA mostró que la dieta de los atunes estaba constituida por una amplia gama de presas pelágicas. Aunque los peces dominaron los contenidos estomacales, los invertebrados (cefalópodos y crustáceos) contribuyeron también significativamente a la dieta. Nuestros resultados concuerdan con estudios precedentes sobre los hábitos alimentarios de atunes de menos de un año de vida llevados a cabo en el Mediterráneo occidental (Sanz Brau 1990; Medina *et al.* 2015) y central (Sinopoli *et al.* 2004; Battaglia *et al.* 2012; Ferrer-Palou *et al.* 2015).

En general, los engráulidos y clupeidos fueron las presas principales de la dieta aunque la cantidad aparecida en los estómagos varió entre las dos zonas. Esta diferencia zonal puede ser debida a que la zona del delta del Ebro, cerca de Cambrils, es una importante área de reproducción y concentración de reclutas de boquerón y clupeidos (Palomera *et al.* 2007), cuya abundancia disminuye significativamente hacia zonas situadas más al sur (Tugores *et al.* 2010, 2016). En atunes de edad 0, Medina *et al.* (2015) también observaron una mayor abundancia de *Engraulis encrasicolus* y clupeidos en Cambrils que en Cartagena (situada más al sur).

Las variaciones anuales observadas en la abundancia de los pequeños pelágicos en los estómagos podrían estar relacionadas con variaciones ambientales (Cole y McGlade 1998; Lloret *et al.* 2004; Tugores *et al.* 2010). En nuestra zona de estudio, las abundancias de *Engraulis encrasicolus* y clupeidos siguen un patrón inverso; cuando la abundancia de uno de los dos tipos de presa aumenta, la del otro disminuye, y viceversa (Lloret *et al.* 2004). No obstante, los resultados de Tugores *et al.* (2010) sugieren que la distribución espacial de *Engraulis encrasicolus* es más estable entre años que la de *Sardina pilchardus*. Posiblemente, esta estabilidad interanual en la distribución del boquerón es una de las principales causas de que la presa dominante de los contenidos estomacales del atún juvenil en esta zona sea *Engraulis encrasicolus*.

Los valores de la amplitud de nicho trófico poblacional medidos en los ABFT de Cambrils ( $\exp(H') = 1.40$  a  $2.76$ ) fueron similares a los observados en ejemplares edad 0 capturados en la misma zona ( $\exp(H') = 2.11$  a  $2.31$ ) y en Cartagena ( $\exp(H') = 0.24$  a  $1.62$ ) (Medina *et al.* 2015). Sin embargo, la dieta de los ABFT de Valencia estudiados en el presente trabajo fue más diversa ( $\exp(H') = 3.19$  a  $4.86$ ).

Estudios llevados a cabo en distintas zonas concluyeron que el ABFT consume una proporción significativa de organismos mesopelágicos (Sinopoli *et al.* 2004; Karakulak *et al.* 2009; Battaglia *et al.* 2012; Sorell *et al.* 2017). En nuestro estudio, la escasa abundancia de especies mesopelágicas y batipelágicas en los contenidos estomacales puede estar relacionada con la localización y la hora de la captura de los ejemplares en la plataforma continental (Kallianiotis *et al.* 2000; Valinassab *et al.* 2007; Sassa *et al.* 2010). Medina *et al.* (2015) observaron una mayor cantidad de presas mesopelágicas en los estómagos de ABFT de edad 0 capturados en la zona de Cartagena que en los

muestreados en Cambrils. Estos autores propusieron que tales variaciones podrían deberse a la diferente anchura de la plataforma continental. Sinopoli *et al.* (2004) registraron la presencia de diferentes especies mesopelágicas y batipelágicas (familia Paralepididae) en los estómagos de juveniles capturados al norte de Sicilia, área caracterizada por presentar una estrecha plataforma continental. En el Mediterráneo, la gran importancia de tales especies en la dieta de atunes subadultos y adultos ha sido observado en la costa Turquía (Karakulak *et al.* 2009), el Estrecho de Messina (Battaglia *et al.* 2012) y el Estrecho de Gibraltar (Sorell *et al.* 2017).

### 2.5.2 Análisis de isótopos estables (SIA)

Los valores promedio de  $\delta^{13}\text{C}$  medidos en el tejido muscular de atunes juveniles de edad 0 ( $-17.80 \pm 0.18\text{‰}$ ) fueron similares a los observados en ejemplares de la misma edad en el Mediterráneo central por Medina *et al.* (2015) ( $-17.75 \pm 0.19\text{‰}$ ) y Ferrer-Palou *et al.* (2015) ( $-17.51 \pm 0.11\text{‰}$ ), así como en el Mediterráneo occidental por Sarà y Sarà (2007) ( $-17.30 \pm 0.20\text{‰}$ ). Del mismo modo, los valores isotópicos del carbono en el tejido hepático ( $-17.78 \pm 0.33\text{‰}$ ) fueron parecidos a los registrados por Medina *et al.* (2015) ( $-18.06 \pm 0.20\text{‰}$ ) y Ferrer-Palou *et al.* (2015) ( $-17.80 \pm 0.33\text{‰}$ ).

En general, los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  medidos en ambos tejidos fueron similares, lo cual podría indicar que los ABFT estudiados aquí estaban en equilibrio con las presas y, por tanto, se podría deducir que se alimentaron en la misma zona durante un período prolongado de tiempo (Medina *et al.* 2015). De hecho, Varela *et al.* (2012) mostraron en ejemplares de edades similares que los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  medidos en músculo e hígado alcanzaban el equilibrio isotópicos después de ser alimentados durante 90 días con la

misma presa. Por otro lado, las variaciones interanuales y espaciales observadas en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  indicarían, por una parte, que el  $\delta^{13}\text{C}$  de la base de la cadena trófica varía entre años y, por otra, que las presas ingeridas por los atunes tendrían valores de  $\delta^{13}\text{C}$  distintos en ambas zonas. Esta variabilidad en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  podría estar condicionada por la disponibilidad de nutrientes y por la composición de la comunidad fitoplanctónica y zooplanctónica dominante en la zona (Wang *et al.* 1988; Estrada 1991, 1996; Salat 1996; Agostini y Bakun 2002; Bosc *et al.* 2004; Palomera *et al.* 2007; Sabatés *et al.* 2007; Valencia-Vila 2013).

En general, los valores promedio de  $\delta^{15}\text{N}$  medidos en las muestras de atún rojo juvenil ( $8.66 \pm 0.50\text{‰}$ ) fueron similares a los observados en atunes de la misma edad en el Mediterráneo occidental ( $8.57 \pm 0.60\text{‰}$ ) y superiores a los medidos en el Mediterráneo central ( $6.55 \pm 0.31\text{‰}$ ) (Sarà y Sarà 2007; Ferrer-Palou *et al.* 2015; Medina *et al.* 2015). Estas diferencias isotópicas entre dos áreas distantes del Mediterráneo pueden deberse a cambios en los valores isotópicos de la línea base, dado que las diferentes fuentes de nitrógeno utilizadas por los productores primarios ( $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NO}_2^-$ ,  $\text{N}_2$ ) pueden tener diferentes valores de  $\delta^{15}\text{N}$  que influyen en la composición isotópica del nitrógeno en los consumidores (Post 2002).

Los valores más altos de  $\delta^{15}\text{N}$  observados en músculo con respecto al hígado podrían estar relacionados con la desigual tasa de renovación que presentan ambos tejidos en túnidos (Graham 2008; Madigan *et al.* 2012), y podría sugerir un cambio reciente en los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de las presas, el cual no habría sido integrado por el tejido muscular. De hecho, Bănaru *et al.* (2014) observaron una disminución en los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de zooplancton del Mediterráneo noroccidental entre verano y otoño, estación en la que se

produjo la captura de la mayoría de nuestros ejemplares (ver sección de Material y Métodos).

Los valores de la amplitud del nicho isotópico, estimados como el área de la elipse estándar Bayesiana corregida por el número de muestras (SEAc) (Jackson *et al.* 2011), fueron similares a los calculados en juveniles y adultos del Mediterráneo occidental (Medina *et al.* 2015; Sorell *et al.* 2017). La diversidad de la dieta estimada a partir de los valores isotópicos medidos en el hígado concuerda con las estimaciones de amplitud del nicho calculadas con los resultados de SCA. Las diferencias en los valores de SEA entre ambos tejidos podría explicarse por un cambio de dieta reciente que no se refleja en la composición isotópica del músculo debido a su tasa de renovación más lenta en comparación con el hígado (Gannes *et al.* 1998; Medina *et al.* 2015).

### 2.5.3 Análisis de isótopos en aminoácidos (CSIA-AA)

Nuestros datos de  $\delta^{13}\text{C}$  medidos en AAs concuerdan con estudios precedentes que demostraron que los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  fueron generalmente más altos en los AAs no esenciales que en los esenciales y que en el tejido en su conjunto (Fantle *et al.* 1999; McMahon *et al.* 2010; Arthur *et al.* 2014). No obstante, Lorrain *et al.* (2009) observaron que todos los AAs mostraron valores altos de  $\delta^{13}\text{C}$  en comparación con los obtenidos con SIA.

La glicina, fue el AA con los valores promedio de  $\delta^{13}\text{C}$  más altos de ambos tejidos ( $-6.97 \pm 1.30\text{‰}$  para el músculo y  $-8.63 \pm 2.08\text{‰}$  para el hígado). En otras especies alejadas filogenéticamente se han observado resultados parecidos (Fantle *et al.* 1999;

Lorrain *et al.* 2009). Los mayores valores de  $\delta^{13}\text{C}$  registrados en los ABFT en comparación con los copépodos analizados pueden explicarse por la posición trófica que ocupan ambos organismos en el ecosistema. Según Fantle *et al.* (1999) existe un claro aumento de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de la glicina a medida que aumenta la posición trófica. De acuerdo con ello, los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  más bajos registrados en la glicina corresponden al tejido hepático de los atunes de Valencia cuyos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  medidos en el hígado en su conjunto (bulk) fueron los más bajos, lo que sugiere que ese año los atunes de Valencia se alimentaron de presas localizadas en posiciones tróficas bajas.

Todos los AAs fuentes analizados mostraron valores de  $\delta^{15}\text{N}$  inferiores en comparación a las mediciones realizadas en el conjunto del tejido, mientras que los AAs tróficos tuvieron valores más altos. Este patrón de fraccionamiento también fue observado en trabajos de laboratorio (McClelland y Montoya 2002; McClelland *et al.* 2003; Chikaraishi *et al.* 2007, 2009; Bradley *et al.* 2014) y en muestras de rabiles (*Thunnus albacares*) salvajes (Popp *et al.* 2007; Olson *et al.* 2010).

Los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  registrados en los aminoácidos fuentes de los atunes fueron más bajos que los observados en los copépodos. Estas diferencias pueden ser debidas a la fecha de muestreo. Los atunes fueron capturados entre septiembre y octubre, mientras que los copépodos fueron recolectados en julio. Según Bănaru *et al.* (2014), los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  en las muestras de zooplancton en el Mediterráneo son superiores en la época estival.



### 2.5.4 Posición trófica (PT)

En el presente estudio, se hace una aproximación a la estimación de la PT a partir de tres fuentes de datos distintos derivados de SCA, SIA y CSIA-AA. Así, la posición trófica estimada a partir de los contenidos estomacales ( $PT_{SCA} = 4.08 \pm 0.23$ ) coincide con los resultados obtenidos por Corrales *et al.* (2015) ( $PT_{SCA} = 4.20$ ) en la misma zona y por Stergiou y Karpouzi (2002) ( $PT_{SCA} = 4.30 \pm 0.73$ ) en diversas zonas del Mediterráneo. No obstante, los valores estimados de la PT en albacoras (*Thunnus alalunga*) de tallas comprendidas entre 38.9 cm y 102.1 cm capturadas en el mar Tirreno fueron mayores ( $PT_{SCA} = 4.47 \pm 0.72$ ) (Consoli *et al.* 2008). En Cambrils la  $PT_{SCA}$  presentó valores ligeramente superiores en 2012, lo que se explicaría por el hecho de que en ese año los ABFT se alimentaron de una cantidad mayor de cefalópodos, que ocupan una posición trófica alta (Corrales *et al.* 2015). Igualmente, en Valencia la  $PT_{SCA}$  más alta responde a un aumento en el consumo de cefalópodos y una disminución de crustáceos en la dieta.

La posición trófica de los juveniles estimada con los datos isotópicos del músculo ( $PT_{SIA} = 4.43 \pm 0.41$ ) fue mayor que la obtenida en el Mediterráneo central en ABFT de la misma edad ( $PT_{SIA} = 3.10 \pm 0.20$ ), pero similar a la de ejemplares adultos ( $PT_{SIA} = 4.26 \pm 0.17$ ) (Sarà y Sarà 2007). Estrada *et al.* (2005) observaron que los ABFT adultos del Atlántico noroeste ocupaban una posición trófica similar ( $PT_{SIA} = 4.1$ ). Dado que la PT del atún rojo suele aumentar con la talla (Sarà y Sarà 2007), sería esperable que los juveniles de tallas similares ocupasen una posición trófica parecida. Esta aparente incoherencia podría ser debida a la aplicación de un factor de discriminación no específico. Estrada *et al.* (2005) y Sarà y Sarà (2007) usaron el factor de discriminación

propuesto por Post (2002), calculado como la media general entre organismos terrestres y acuáticos ( $\Delta^{15}\text{N} = 3.4\text{‰}$ ), mucho mayor que el específico de juveniles de atún rojo utilizado en este estudio ( $\Delta^{15}\text{N}_{\text{músculo}} = 1.46\text{‰}$ ) (Varela *et al.* 2012).

La PT estimada a partir de los isótopos estables en el total del tejido (bulk) fue superior a la estimada a partir de los valores isotópicos del ácido glutámico y la fenilalanina ( $\text{PT}_{\text{CSIA-AA}}$ ). En rabiles capturados en el Pacífico tropical oriental, Popp *et al.* (2007) obtuvieron resultados similares, mientras que Olson *et al.* (2010) estimaron que la posición trófica calculada a partir de CSIA-AA era mayor que la calculada a partir de SIA. Aunque nuestros resultados deben ser interpretados con cautela, dado el número reducido de muestras analizadas, ambos métodos de estimación de la PT indican que los atunes capturados en Valencia ocuparon una PT ligeramente superior a los de Cambrils.

En un reciente estudio llevado a cabo en juveniles de atún rojo oriental (*Thunnus orientalis*) se sugirió que la PT calculada a partir de los valores isotópicos de la pareja de AAs alanina-glicina proporciona estimas más fiables que las calculadas a partir de la combinación glu-phe (Bradley *et al.* 2014). No obstante, los resultados de  $\text{PT}_{\text{CSIA-AA}}$  obtenidos a partir de los valores isotópicos de la pareja alanina-glicina medidos en nuestros atunes fueron poco realistas ( $7.14 \pm 0.14$ ), sugiriendo que la pareja glu-phe ofrece estimas más fiables, tal y como ha sido recomendado por diversos autores (Chikaraishi *et al.* 2009; McMahon *et al.* 2015; McMahon y McCarthy 2016).

### 2.6. Conclusiones

Nuestro estudio muestra que en la plataforma peninsular Mediterránea el atún rojo juvenil se alimenta principalmente de engráulidos y clupeidos, aunque la cantidad aparecida en los estómagos varía entre zonas. Los ABFT de Valencia consumieron una dieta más variada que los de Cambrils. Los datos isotópicos sugieren, por una parte, que los juveniles se alimentaron en la misma zona durante un período prolongado de tiempo y, por otra, que los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de la base de la cadena trófica varían entre años y zonas. Los valores de la posición trófica del atún rojo juvenil estimados con tres fuentes de datos distintas (SCA, SIA y CSIA-AA) fueron similares, situando al atún rojo juvenil en la parte alta de la cadena trófica, con valores próximos a 4. La PT estimada a partir de los datos de CSIA-AA se basa en parejas de AAs, uno fuente y otro trófico. En este capítulo se comprobó que el par de AAs que reflejó de una manera más realista la PT fue la pareja ácido glutámico-fenilalanina.



**Capítulo 3. Hábitos alimentarios y posición trófica del bonito  
y atún rojo juveniles en la región de Alborán mediante  
análisis de contenidos estomacales e isótopos estables**



### **Capítulo 3. Hábitos alimentarios y posición trófica del bonito y atún rojo juveniles en la región de Alborán mediante análisis de contenidos estomacales e isótopos estables**

#### *3.1. Resumen*

En este capítulo se estudian los hábitos alimentarios de juveniles de bonito atlántico (*Sarda sarda*, BON) capturados en Fuengirola y de atún rojo atlántico (*Thunnus thynnus*, ABFT) muestreados en Carboneras y Fuengirola mediante el análisis de contenidos estomacales (SCA) y de isótopos estables (SIA). El SCA mostró que los juveniles de ABFT se alimentaron principalmente de peces (índice de alimentación, AI = 86.57 y 47.22 para el ABFT de Fuengirola y Carboneras, respectivamente) y en menor medida de invertebrados. Mientras que la dieta del BON estuvo compuesta exclusivamente de peces (AI = 100.00). El método gráfico de Tokeshi sugiere que las dos especies siguen una misma estrategia alimentaria, exhibiendo un comportamiento generalista heterogéneo. El elevado porcentaje de estómagos que contenían al menos una presa (60 a 75%), unido al hecho de que la mayoría de las principales presas encontradas en el tracto digestivo estaban poco digeridas, sugiere que ambas especies se alimentaron activamente durante la noche. Las estimas de la amplitud del nicho trófico, determinadas a partir de SCA y SIA, sugieren que los ABFT de Fuengirola consumieron una dieta ligeramente más variada que los BON y los ABFT de Carboneras. La diferencia significativa observada en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  entre los ABFT procedentes de Fuengirola y Carboneras sugiere que los organismos de los niveles

tróficos basales en las dos áreas de estudio tienen valores de  $\delta^{13}\text{C}$  distintos. Al no encontrarse diferencias en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  entre BON y ABFT capturados en Fuengirola, se podría inferir que estos escómbridos se alimentaron de presas procedentes de la misma región. No obstante, los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  fueron más altos en BON que en ABFT, lo que sugiere que los BON se alimentaron en general de presas con valores de  $\delta^{15}\text{N}$  más altos. De forma general, los resultados del análisis de isótopos en aminoácidos (CSIA-AA) mostraron que los aminoácidos (AAs) esenciales presentaron valores de  $\delta^{13}\text{C}$  más bajos que los registrados en los AAs no esenciales. Respecto al nitrógeno, los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  medidos en los AAs tróficos fueron más altos que los registrados en los AAs fuentes. La posición trófica (PT) de BON estimada con las tres fuentes de datos (SCA, SIA y CSIA-AA) siempre resultó ser más alta que la de ABFT. La PT estimada con SCA y CSIA-AA fue mayor en los ejemplares de ABFT de Fuengirola en comparación con los de Carboneras. Por el contrario, la PT calculada con los datos de SIA fue mayor en los ABFT de Carboneras.



### 3.2. Introducción

El mar Mediterráneo es un lugar de cría de diversas especies de túnidos, entre ellos el atún (*Thunnus thynnus*, ABFT) y el bonito (*Sarda sarda*, BON). Una de las principales zonas de puesta del atún rojo son las aguas que rodean al archipiélago balear, mientras que el bonito se reproduce principalmente en Baleares y en la costa norte africana, tanto en la zona atlántica como mediterránea (Rey-Salgado *et al.* 1984; Alemany *et al.* 2010). A los 3-5 meses de vida, estos túnidos aparecen en aguas poco profundas a lo largo de la costa Ibérica Mediterránea (Rey-Salgado 1978; Compeán-Jimenez y Bard 1983; Rey-Salgado *et al.* 1984; Rodríguez-Roda 1966, 1969; Sanz Brau 1990). En la sub-área geográfica (GSA-1) (zona norte del mar de Alborán) de la Comisión General de Pesca del Mediterráneo (CGPM), la flota de cerco dirigida a pequeños pelágicos (*Sardina pilchardus*, *Engraulis encrasicolus*, *Sardinella aurita*, *Trachurus* spp. y otros escómbridos) captura accidentalmente (by-catch) importantes cantidades de túnidos juveniles, entre ellos ABFT y BON.

La información disponible sobre el stock de BON es escasa. Entre 1950 y 2004, las capturas de BON representaron alrededor del 34% de los desembarques históricos de pequeños túnidos. En el Mediterráneo, entre 1990 y 2015, las capturas declaradas (6,890 a 39,321 t) fueron mayores que en el Atlántico (3,307 a 15,523 t). Las fuertes fluctuaciones de las capturas de BON parecen estar relacionadas con los desembarcos no comunicados, ya que esta especie forma parte generalmente de la captura fortuita y a menudo es descartada y, por lo tanto, no reflejan la captura real. En 2015, se aplicó una evaluación de riesgo ecológico a la pesquería de palangre dirigida a los túnidos,

considerando únicamente los pequeños túnidos del Atlántico, y concluyendo que BON presentaba un riesgo moderado (ICCAT 2015, 2016).

Las últimas evaluaciones de la población de atún rojo han puesto de manifiesto un aumento muy significativo de la biomasa del stock reproductor (SSB) que probablemente conlleve un aumento de la cantidad de juveniles (ICCAT 2014, 2015, 2016). El incremento de la población de juveniles puede provocar alteraciones en los ecosistemas en los cuales residen, modificando las tasas de interacción en la red alimentaria (Baum y Worm 2009). Por consiguiente, el conocimiento de los hábitos alimentarios y la estructura trófica de ambas especies es fundamental para lograr una adecuada gestión y explotación sostenible de estos importantes recursos.

Los estudios de biología trófica nos permiten conocer los hábitos alimentarios de una especie y el estatus del depredador dentro del ecosistema; es decir, su nivel trófico y sus posibles relaciones con otras especies o grupos proporcionando una idea aproximada de su entorno y, por tanto, el efecto que puede producirse en cualquier tipo de uso y gestión del mismo (Amezaga-Herrán 1988). El análisis de contenidos estomacales (SCA), que aporta información detallada y puntual de las presas ingeridas recientemente por el depredador, ha sido la herramienta habitualmente usada en los trabajos de biología trófica (Hyslop 1980). Los estudios de SCA sobre BON, centrados principalmente en el Mediterráneo, apuntan a que los adultos son activos depredadores que se alimentan de cardúmenes de pequeños peces durante el día. No obstante, diversos estudios han demostrado que los invertebrados son también un recurso alimentario utilizado por esta especie (Rey-Salgado *et al.* 1984; Stergiou y Karpouzi 2002; Campo *et al.* 2006; Fletcher *et al.* 2013). Del mismo modo, la dieta del ABFT en

su etapa juvenil, descrita a partir de contenidos estomacales, sugiere que se alimentan principalmente de peces, aunque los crustáceos y los cefalópodos son importantes fuentes de alimento para este período de su ciclo de vida (Sanz Brau 1990; Sinopoli *et al.* 2004; Medina *et al.* 2015, ver Capítulo 2).

En las últimas décadas, se han complementado los SCA con el análisis de isótopos estables (SIA). La composición de isótopos estables de C y N ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) refleja una integración de la dieta asimilada por parte del depredador (Peterson y Fry 1987). En general, el  $\delta^{13}\text{C}$  se ha utilizado como marcador útil de las fuentes de carbono de la dieta (DeNiro y Epstein 1978; Peterson y Fry 1987; Fry 2006). En cambio, el  $\delta^{15}\text{N}$  aporta información sobre la posición trófica de un organismo dentro de la red trófica (DeNiro y Epstein 1981; Minagawa y Wada 1984; Post 2002). Asimismo, los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  permiten estimar la amplitud y el solapamiento del nicho trófico entre poblaciones a través de los modelos de mezcla bayesianos (Bearhop *et al.* 2004; Newsome *et al.* 2007; Parnell *et al.* 2010; Syväranta *et al.* 2013).

El SIA en el total del tejido o el organismo entero (bulk) integra la composición isotópica de todos los compuestos que contengan carbono o nitrógeno, los cuales tienen obviamente orígenes diferentes y participan en rutas metabólicas diversas. Por tanto, este tipo de análisis carece de especificidad (Sabadel *et al.* 2016). En los últimos años, los avances en los equipos y técnicas analíticas han permitido obtener la composición de isótopos estables en componentes específicos (CSIA), tales como los ácidos grasos o aminoácidos (AAs). El análisis isotópico en aminoácidos individuales (CSIA-AA) proporciona una información más específica y completa de cada muestra sobre la fuente de alimento y la posición trófica que ocupa un consumidor dentro del ecosistema

(McClelland y Montoya 2002; McClelland *et al.* 2003; Popp *et al.* 2007; Chikaraishi *et al.* 2009; Lorrain *et al.* 2009). Por lo general, los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  en los AAs esenciales, cuyos esqueletos de carbono no pueden ser sintetizados “de novo” por los organismos, son directamente incorporados de las proteínas de la dieta sin que se alteren de forma significativa los valores isotópicos de  $\delta^{13}\text{C}$ . Por el contrario, los AAs no esenciales, los cuales pueden tener orígenes diversos, muestran valores de  $\delta^{13}\text{C}$  que son representativos de la fuente de carbono integral aportado por proteínas, carbohidratos y lípidos (Fantle *et al.* 1999; McMahon *et al.* 2010; Larsen *et al.* 2013; Vokhshoori *et al.* 2014). Por otro lado, el fraccionamiento isotópico del nitrógeno varía entre dos grupos generales de AAs. Los AAs llamados fuentes retienen la señal isotópica de la dieta sin alterar de forma significativa los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de la línea base del ecosistema. Por el contrario, los AAs llamados tróficos muestran altos niveles de fraccionamiento a lo largo de la cadena trófica y, por tanto, son indicadores adecuados de la posición trófica (Macko *et al.* 1986; Gannes *et al.* 1997; McClelland y Montoya 2002; Chikaraishi *et al.* 2009, 2007; Steffan *et al.* 2013; Bowes y Thorp 2015).

Los objetivos de este trabajo son determinar la composición de la dieta de juveniles de edad 0 (3 a 5 meses de vida) de BON y ABFT, evaluar las variaciones interzonales en la dieta de los ABFT entre Fuengirola y Carbonera, y la competencia trófica entre el BON y el ABFT en la zona de Fuengirola. Por último, estimar la posición trófica (PT) utilizando una combinación de SCA, SIA y CSIA-AA.

### 3.3. Material y métodos

#### 3.3.1. Muestras

Las muestras se obtuvieron de capturas accidentales (by-catch) de la pesca de cerco dirigida a pequeños pelágicos que opera entre las 2 y las 5 AM cerca de costa. Los bonitos, *Sarda sarda* (BON), se capturaron el día 12 de agosto de 2015 frente a la costa de Fuengirola. Los atunes, *Thunnus thynnus* (ABFT), fueron capturados en dos zonas distintas: Fuengirola y Carboneras. Los ABFT de Fuengirola fueron pescados los días 12 de agosto y 14 de septiembre de 2015, mientras que las capturas de Carboneras tuvieron lugar los días 6 de agosto, 11 y 14 de septiembre de 2015 (Fig.1). Tras la pesca, los ejemplares fueron transportados inmediatamente al laboratorio, donde se anotó la longitud recta a la horquilla (FL) y el peso total en gramos de cada ejemplar. De todos los peces se extrajo el estómago y se almacenó a -20°C, hasta su posterior análisis. Se tomó también una muestra de músculo blanco de la zona dorsal del cuerpo, la cual fue colocada en tubos eppendorf de 1.5 ml y conservada a -80°C.

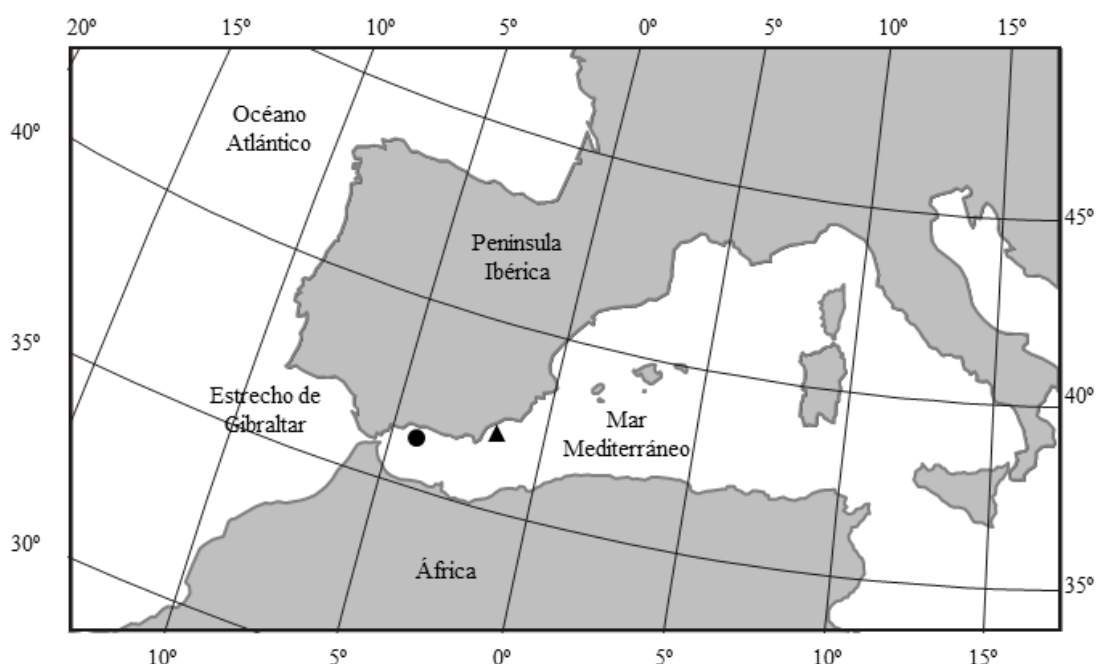


Fig.1. Localización del muestreo de *Thunnus thynnus* en Carboneras (triángulo) y de *Thunnus thynnus* y *Sarda sarda* en Fuengirola (círculo).

### 3.3.2. Análisis de contenidos estomacales (SCA)

Después de ser descongelados, los estómagos fueron diseccionados y su contenido secado con papel absorbente. A partir de los rasgos morfológicos del cuerpo y/o las partes duras de las presas (picos de cefalópodos, otolitos de teleósteos y exoesqueletos de crustáceos), éstas fueron identificadas con la ayuda de claves de identificación específicas hasta el nivel taxonómico más bajo posible (Clarke *et al.* 1986; Härkönen 1986; Campana 2004; Tuset *et al.* 2008; Froese y Pauly 2010). Posteriormente, las presas se agruparon por taxón y se pesaron con una precisión de 0.01 g.

### 3.3.3. Análisis de isótopos estables

#### 3.3.3.1 Análisis de isótopos estables del conjunto del tejido (bulk) (SIA)

Las muestras de músculo fueron liofilizadas con el fin de eliminar la totalidad del agua del tejido. Seguidamente, se homogenizaron y se colocaron alícuotas (~1 mg) de músculo en cápsulas de estaño.

Con el fin de obtener la abundancia relativa de los isótopos estables del carbono ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$ ) y el nitrógeno ( $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ), las muestras encapsuladas fueron analizadas en un sistema de flujo gaseoso continuo usando un analizador elemental EA1108 (Carlo Erba Instruments) acoplado a un espectrómetro de masas de relaciones isotópicas MAT253 (Thermo Finnigan) en la Unidad de Técnicas Instrumentales de Análisis de la Universidad de La Coruña. Los resultados fueron expresados usando la notación estándar  $\delta$  como partes por mil (‰) (Peterson y Fry 1987).

#### 3.3.3.2 Análisis de isótopos estables en aminoácidos (CSIA-AA)

Para el análisis de isótopos estables en aminoácidos individuales se seleccionaron muestras de atunes de tamaños semejantes y fechas próximas: 4 muestras de BON del 12 de agosto ( $21.20 \pm 2.76$  cm), 5 ABFT de Fuengirola capturados el 12 de agosto ( $18.46 \pm 2.10$  cm) y 4 ABFT de Carboneras del 6 de agosto ( $19.43 \pm 0.33$  cm). Alícuotas de ~3-5 mg de cada muestra fueron introducidas en viales de 5 ml con una solución 6 N de ácido clorhídrico (HCl), a 150°C durante 70 minutos en una atmósfera inerte de  $\text{N}_2$ , obteniéndose así los aminoácidos libres. Seguidamente se llevó a cabo una esterificación y una posterior derivatización siguiendo el tratamiento descrito por Walsh *et al.* (2014).

Se inyectó ~2 µg de la disolución de AAs (vía inyección de 1 µl) en modo splitless a 240°C (1 minuto). Para la separación de los AAs se utilizó la columna DB-23 de Agilent Technologies (30 m de longitud, 0.25 mm de diámetro interno y 0.25 µm de grosor) con una velocidad de flujo de 1.2 ml/minuto en el cromatógrafo de gases Trace Ultra GC acoplado a un espectrómetro de masas Thermo Delta V Plus a través de un GS IsoLink. Las muestras fueron analizadas por el Servicio de análisis isotópico de la Universidad de California en Davis.

### 3.3.4 Análisis de datos

La importancia relativa de las diferentes presas en la dieta del ABFT se determinó a partir del SCA mediante tres índices: frecuencia de ocurrencia (%O<sub>i</sub> = número de estómagos que contenían la presa *i* x 100 / número totales de estómagos no vacíos), porcentaje de composición en peso (%W<sub>i</sub> = peso de la presa *i* x 100 / peso total de todas las presas), e índice de alimentación (AI<sub>i</sub> = [%O<sub>i</sub> x %W<sub>i</sub>] / 100) (Lauzanne 1975; Hyslop 1980).

Se utilizó el antilogaritmo del índice de diversidad de Shannon  $H'$  (Hill 1973) para estimar la amplitud del nicho de toda la población y la amplitud promedio del nicho individual. La diversidad de la dieta de la poblacional fue calculada como  $H' = \sum_i^n \pi_i \ln(\pi_i)$ , donde  $\pi_i$  es la proporción en peso de la presa *i* y *n* es el número de categorías de presas (Shannon y Weaver 1963). La media de la diversidad de la dieta individual fue estimada como  $H'_{ind} = \sum_{j=1}^N (-\sum_{i=1}^n \pi_{ij} \ln(\pi_{ij})) / N$ , donde  $\pi_{ij}$  es la proporción en peso de la presa *i* en el atún *j* y *N* es el número de atunes (Krebs 1989).



La estrategia de alimentación fue evaluada usando el método gráfico de Tokeshi (1991). Se representó la diversidad de la dieta de toda la población ( $H'$ ) frente al promedio de la diversidad de la dieta individual ( $H'_{ind}$ ) para examinar diferencias intraespecíficas en la dieta individual frente a la poblacional (Tokeshi 1991).

La comparación de los valores promedio de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  del músculo entre los ABFT de Fuengirola y Carboneras, así como entre BON y ABFT de Fuengirola fue analizada mediante el test  $t$ -Student. Se consideró un nivel de significancia de  $\alpha = 0.05$  para todas las pruebas estadísticas. Los análisis se llevaron a cabo con el programa estadístico de software libre R (R Core Team 2015).

Con los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  medidos en el tejido muscular de ambos túnidos se estimó el nicho isotópico a través del método SIBER (Jackson *et al.* 2011) disponible en el paquete SIAR (Parnell *et al.* 2010). Este método se basa en medidas de áreas de elipses no influenciadas por el número de muestras (SEAc) y representadas en un gráfico biplot  $\delta^{13}\text{C}$  (eje x) y  $\delta^{15}\text{N}$  (eje y).

### 3.3.4.1 Posición trófica (PT)

La posición trófica (PT) se estimó a través de los datos de los tres tipos de análisis realizados: SCA, SIA y CSIA-AA. Se usó la ecuación propuesta por Christensen y Pauly (1992a) para estimar la PT con los datos del SCA:  $PT_{SCA_i} = 1 + \sum_{j=1}^G \pi_{ij} \times PT_j$ , donde  $PT_{SCA_i}$  es la PT del túnido calculada a partir de los datos SCA para  $i$  grupos (especie y zona);  $G$ , el número total de categorías de presas;  $\pi_{ij}$ , la fracción en peso de la presa  $j$  en el grupo  $i$ ;  $PT_j$ , la PT de la categoría de presa  $j$ . Los valores de  $PT_j$  fueron

obtenidos de un estudio previo realizado en el noroeste del Mediterráneo (Corrales *et al.* 2015).

La dispersión de la  $PT_{SCA}$  se calculó mediante el índice de omnivoría (IO) definido por la ecuación propuesta por Christensen y Pauly (1992b):

$$IO_i = \sum_{j=1}^G \pi_{ij} \times (PT_j - (PT_{SCA_i} - 1))^2.$$

Mediante la ecuación de Post (2002), modificada por Olson *et al.* (2010), se estimó la

$$posición\ trófica\ con\ los\ datos\ de\ SIA: PT_{SIA_i} = \frac{\delta^{15}N_{predador_i} - \delta^{15}N_{micro}}{\Delta\delta^{15}N} + PT_{micro},$$

siendo  $PT_{SIA_i}$  la posición trófica del túnido estimada a partir de los datos del SIA para  $i$  grupos (especie y zona),  $\delta^{15}N_{predador_i}$  los valores de  $\delta^{15}N$  del depredador del grupo  $i$ ,  $\delta^{15}N_{micro}$  el valor de  $\delta^{15}N$  del microzooplancton (línea base del ecosistema), cuyo valor  $\delta^{15}N_{micro} = 4.94\text{‰}$  fue obtenido de un estudio llevado a cabo en la misma zona (Quintanilla *et al.* 2015),  $PT_{micro}$  la posición trófica del microzooplancton en el ecosistema, a la cual se asigna un valor de 2.02 (Corrales *et al.* 2015), y  $\Delta\delta^{15}N$  el factor de discriminación trófico entre el depredador y la dieta, cuyo valor  $\Delta\delta^{15}N_{músculo} = 1.46\text{‰}$  fue obtenido de un estudio experimental realizado en juveniles de ABFT (Varela *et al.* 2012).

Finalmente, una tercera aproximación al cálculo de la PT se basó en el uso de los valores de  $\delta^{15}N$  medidos en el ácido glutámico y la fenilalanina de las proteínas musculares, según Chikaraishi *et al.* (2009):

$$PT_{CSIA-AA_i} = 1 + (\delta^{15}N_{glu_i} - \delta^{15}N_{phe_i} - \beta)/(TDF),$$

donde  $PT_{CSIA-AA_i}$  es la posición trófica estimada utilizando los valores de  $\delta^{15}N$  del ácido glutámico (glu) y la fenilalanina (phe) de  $i$  grupos (especie y zona),  $\beta = 3.4\text{‰}$  la

diferencia isotópica entre el ácido glutámico y la fenilalanina en el productor primario ( $PT = 1$ ) (Chikaraishi *et al.* 2009),  $TDF = 6.3\text{‰}$  factor de discriminación isotópico ( $\Delta_{\text{dieta-consumidor}}$ ) calculado como la diferencia entre los valores isotópicos en el ácido glutámico y la fenilalanina de juveniles de atún rojo del Pacífico (*Thunnus orientalis*) restando la diferencia en los valores isotópicos de ambos AAs en la dieta (Bradley *et al.* 2014).

### 3.4. Resultados

#### 3.4.1 Análisis de contenidos estomacales (SCA)

El rango de talla de los ABFT muestreados en Fuengirola osciló entre 17.1 y 28.5 cm (media  $\pm$  desviación estándar:  $23.97 \pm 3.38$  cm), con un peso comprendido entre 75.3 y 436.0 g ( $255.87 \pm 103.57$  g), mientras que la talla de los ABFT muestreados en Carboneras fluctuó entre 19.2 y 31.6 cm ( $22.05 \pm 3.97$  cm), con un peso entre 130.0 y 659.0 g ( $235.17 \pm 166.39$  g). Las tallas de *Sarda sarda* oscilaron entre 18.9 y 25.2 cm ( $22.67 \pm 1.87$  cm) con un peso comprendido entre 79.52 y 213.31 g ( $151.89 \pm 38.68$  g) (Tabla 1).

De los 82 estómagos analizados, 30 estaban vacíos y los 52 restantes contenían 280.14 g de presas. Los ABFT de Fuengirola y Carboneras presentaron un 60.78% y 75.00%, respectivamente, de estómagos con al menos una presa en su interior y un promedio de categorías de presas distintas en estómagos no vacíos de  $1.42 \pm 0.56$  y  $1.44 \pm 0.53$ , respectivamente (con un peso promedio de presas en estómagos no vacíos de  $6.57 \pm 7.29$  g y  $1.41 \pm 2.21$ g en Fuengirola y Carboneras, respectivamente). De los 19 estómagos de BON examinados, 12 (63.16%) contenían al menos una presa en su interior con  $1.15 \pm 0.38$  tipos de presas distintas y un promedio en peso de  $4.91 \pm 3.85$  g (Tabla 1).

Tabla 1. Resumen de los datos del análisis de contenidos estomacales (SCA). FL, longitud recta a la horquilla en centímetros; n, número de estómagos; kg, kilogramos y g, gramos. Los conjuntos de datos se expresan como media  $\pm$  desviación estándar (SD).

	<i>Thunnus. thynnus</i>		<i>Sarda. sarda</i>
	Fuengirola	Carboneras	Fuengirola
FL (cm)	23.97 $\pm$ 3.38	22.05 $\pm$ 3.97	22.67 $\pm$ 1.87
Peso de los túnidos (g)	255.87 $\pm$ 103.57	235.17 $\pm$ 166.39	151.89 $\pm$ 38.68
Fecha de captura	12/08/2015 y 14/09/2015	6/08/2015 y 11-14/09/2015	12/08/2015
Número de estómagos muestreados	51	12	19
Porcentaje de estómagos que contienen presa	60.78% (n = 31)	75.00% (n = 9)	63.16% (n = 12)
Porcentaje de estómagos vacíos	39.22% (n = 20)	25.00% (n = 3)	36.84% (n = 7)
Biomasa total de presas (g)	203.58	12.73	63.83
Peso promedio de presas en estómagos no vacíos (g)	6.57 $\pm$ 7.29	1.41 $\pm$ 2.21	4.91 $\pm$ 3.85
Promedio de categorías de presas distintas por estómago no vacío	1.42 $\pm$ 0.56	1.44 $\pm$ 0.53	1.15 $\pm$ 0.38

Los peces constituyeron el grupo predominante de presas encontradas en los ABFT analizados, tanto en Fuengirola como en Carboneras (AI = 86.57 y 47.22, respectivamente) (Tabla 2). Únicamente en los ABFT de Carboneras, los crustáceos (AI = 2.81) y los cefalópodos (AI = 1.27) fueron abundantes en la dieta. En términos de %W, %O y AI, *Engraulis encrasicolus*, *Sardina pilchardus* y *Trachurus* spp. fueron las presas más importantes aparecidas en los estómagos de los ABFT de Fuengirola. En los ABFT de Carboneras, *Trachurus* spp. y *Lestidiops sphyrenoides* constituyeron las presas predominantes, seguidas por crustáceos (sin identificar) e *Illex coindetii*.

Por otra parte, los BON se alimentaron exclusivamente de peces (AI = 100.00) y las presas principales en términos de %W, %O y AI fueron *Trachurus* spp. y *Engraulis encrasicolus*.

## Capítulo 3

Tabla 2. Resultados del análisis de contenidos estomacales de *Sarda sarda* de edad 0 capturados en Fuengirola y de *Thunnus thynnus* de edad 0 muestreados en Fuengirola y Carboneras. W, peso de cada categoría taxonómica; %W, peso en tanto por ciento; %O, porcentaje de ocurrencia; AI, índice de alimentación; exp ( $H'$ ), amplitud del nicho poblacional; exp ( $H'_{ind}$ ) amplitud promedio del nicho individual y  $H'$ , índice de diversidad de Shannon-Weaver calculado a partir del tanto por uno de W.

Presas	<i>T. thynnus</i>		<i>S. sarda</i>	<i>T. thynnus</i>		<i>S. sarda</i>	<i>T. thynnus</i>		<i>S. sarda</i>	<i>T. thynnus</i>		<i>S. sarda</i>
	Fuengirola	Carboneras	Fuengirola	Fuengirola	Carboneras	Fuengirola	Fuengirola	Carboneras	Fuengirola	Fuengirola	Carboneras	Fuengirola
	Media $W_i \pm SD$ (g)			%W (W total en g)			%O (n)			AI		
<b>Peces teleósteos</b>	<b>7.49 <math>\pm</math> 7.36</b>	<b>2.16 <math>\pm</math> 2.00</b>	<b>5.32 <math>\pm</math> 3.72</b>	<b>99.40 (202.35)</b>	<b>85.00 (10.81)</b>	<b>100.00 (63.80)</b>	<b>87.10 (27)</b>	<b>55.56 (5)</b>	<b>100.00 (12)</b>	<b>86.57</b>	<b>47.22</b>	<b>100.00</b>
<i>Trachurus</i> spp.	2.66 $\pm$ 2.43	1.81 $\pm$ 0.91	5.68 $\pm$ 3.66	6.52 (13.28)	42.61 (5.42)	80.11 (51.13)	16.13 (5)	33.33 (3)	75.00 (9)	1.05	14.20	60.11
<i>Engraulis encrasicolus</i>	5.75 $\pm$ 4.61	0.11	1.72 $\pm$ 0.55	48.00 (97.72)	0.88 (0.11)	5.38 (3.43)	54.84 (17)	11.11 (1)	16.67 (2)	26.32	0.10	0.90
<i>Sardina pilchardus</i>	12.71 $\pm$ 3.84		7.28	43.70 (88.97)		11.41 (7.28)	22.58 (7)		8.33 (1)	9.87		0.95
<i>Lestidiops sphyrenoides</i>		5.28			41.51 (5.28)			11.11 (1)			4.61	
Mictófidos			1.73			2.71 (1.73)			8.33 (1)			0.23
Peces no-identificados	0.80 $\pm$ 0.40		0.22	1.17 (2.39)		0.34 (0.22)	9.68 (3)		8.33 (1)	0.11		0.03
<b>Crustáceos</b>	<b>0.01</b>	<b>0.07 <math>\pm</math> 0.08</b>		<b>0.00 (0.01)</b>	<b>3.61 (0.46)</b>		<b>3.23 (1)</b>	<b>77.78 (7)</b>		<b>0.00</b>	<b>2.81</b>	
Crustáceos no-identificados		0.07 $\pm$ 0.08			3.61 (0.46)			77.78 (7)			2.81	
Carídeos	0.01			0.00 (0.01)			3.23 (1)			0.00		
<b>Cefalópodos</b>	<b>0.26</b>	<b>1.45</b>		<b>0.13 (0.26)</b>	<b>11.39 (1.45)</b>		<b>3.23 (1)</b>	<b>11.11 (1)</b>		<b>0.00</b>	<b>1.27</b>	
<i>Illex coindetii</i>	0.26	1.45		0.13 (0.26)	11.39 (1.45)		3.23 (1)	11.11 (1)		0.00	1.27	
<b>Tunicados</b>	<b>0.12</b>			<b>0.06 (0.12)</b>			<b>3.23 (1)</b>			<b>0.00</b>		
Sálpidos	0.12			0.06 (0.12)			3.23 (1)			0.00		
<b>Cnidarios</b>	<b>0.03 <math>\pm</math> 0.00</b>			<b>0.03 (0.06)</b>			<b>6.45 (2)</b>			<b>0.00</b>		
Sifonóforos	0.03 $\pm$ 0.00			0.03 (0.06)			6.45 (2)			0.00		
Plancton gelatinoso no-identificado	0.11 $\pm$ 0.04			0.39 (0.79)			22.58 (7)			0.09		
exp ( $H'$ )				2.67	1.92	2.02						
exp ( $H'_{ind}$ )				1.18	1.09	1.09						

La amplitud del nicho trófico poblacional, medida como el antilogaritmo del índice de Shannon-Weaver, mostró valores más altos en los ABFT de Fuengirola ( $\exp(H') = 2.67$ ) que en los BON ( $\exp(H') = 2.02$ ) y los ABFT de Carboneras ( $\exp(H') = 1.92$ ) (Tabla 2). Por otra parte, el método gráfico de Tokeshi reflejó que tanto los ABFT capturados en Fuengirola y en Cambrils, así como los BON de Fuengirola, siguieron una misma estrategia alimentaria (Fig. 2). Los túnidos se alimentaron principalmente de un número reducido de presas (3 a 4 tipos de presas distintas), pero cada individuo se alimentó de uno o dos tipos de presa principales, exhibiendo un comportamiento generalista heterogéneo.

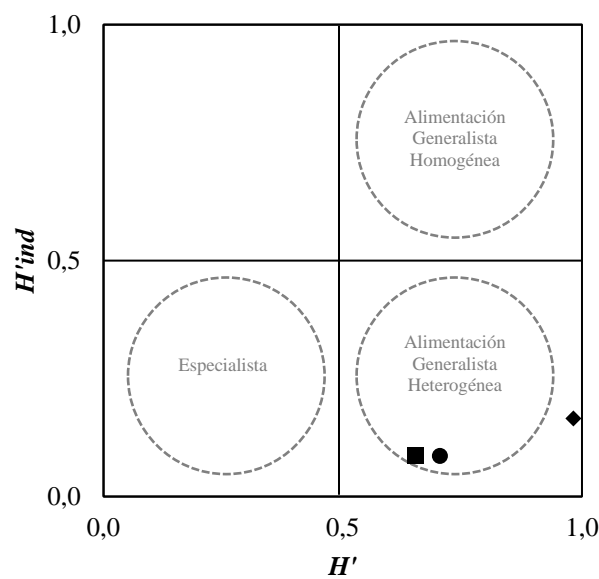


Fig. 2. Estrategias alimentarias (método gráfico de Tokeshi, 1991). ( $H'$ ), diversidad de la dieta poblacional; ( $H'_{ind}$ ), diversidad media de la dieta individual. El rombo representa los *Thunnus thynnus* capturados en Fuengirola, el cuadrado los *Thunnus thynnus* muestreados en Carboneras y el círculo los *Sarda sarda* capturados en Fuengirola.

### 3.4.2 Análisis de isótopos estables del conjunto del tejido (bulk) (SIA)

La media y la desviación estándar de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  del tejido muscular se recogen en la tabla 3. Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  en los ABFT de Fuengirola fueron significativamente más bajos que los medidos en el músculo de los de Carboneras ( $t$ -test,  $p < 0.001$ ). Por el contrario, no se observaron diferencias significativas ( $t$ -test,  $p = 0.33$ ) en los valores isotópicos del carbono entre las muestras de ABFT y de BON de Fuengirola. Por otra parte, los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  medidos en los ABFT muestreados en Fuengirola fueron significativamente más altos que los obtenidos en las muestras de Carboneras ( $t$ -test,  $p = 0.01$ ) y más bajos en comparación con las muestras de BON ( $t$ -test,  $p < 0.001$ ).

Tabla 3. Valores isotópicos,  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  expresados como media  $\pm$  SD (desviación estándar), de *Sarda sarda* (BON) de edad 0 muestreado en Fuengirola y *Thunnus thynnus* (ABFT) de edad 0 capturados frente a Fuengirola y Carboneras. La quinta y la octava columna muestran los valores  $p$  resultantes de las comparaciones de medias entre el ABFT capturado en las dos zonas y entre los ABFT y los BON muestreados en Fuengirola.  $t$ , prueba  $t$ -Student y  $n$ , número de muestras.

Grupos	n	$\delta^{15}\text{N}$	Diferencia entre grupos	$p$ -valor, test estadístico	$\delta^{13}\text{C}$	Diferencia entre grupos	$p$ -valor, test estadístico
1. <i>T. thynnus</i> (Fuengirola)	16	$8.49 \pm 0.34$	1 vs. 2	0.011, $t$	$-18.42 \pm 0.15$	1 vs. 2	0.000, $t$
2. <i>T. thynnus</i> (Carboneras)	10	$8.23 \pm 0.09$	1 vs. 3	0.000, $t$	$-18.12 \pm 0.18$	1 vs. 3	0.332, $t$
3. <i>S. sarda</i> (Fuengirola)	19	$9.61 \pm 0.20$			$-18.47 \pm 0.14$		

En concordancia con los resultados de las estimaciones de amplitud del nicho a partir del SCA, los datos de SEAc mostraron valores más altos en los ABFT capturados en Fuengirola (SEAc = 0.13) que en los BON (SEAc = 0.09) y en los ABFT procedentes



de Carboneras ( $SEAc = 0.06$ ) (Tabla 4). No se evidenció solapamiento isotópico alguno entre los tres grupos (0.00%).

Tabla 4. Amplitud del nicho trófico de *Sarda sarda* (BON) de edad 0 muestreado en Fuengirola y *Thunnus thynnus* (ABFT) de edad 0 capturados frente a Fuengirola y Carboneras, estimado a partir del análisis SIBER con los valores isotópicos del tejido muscular. SEA, área de la elipse estándar; SEAc, área de la elipse estándar corregida por el número de muestras, y n, número de muestras. La quinta columna recoge la probabilidad de que la amplitud del nicho, estimada como SEA, sea menor en un grupo con respecto a otro. La última columna muestra el solapamiento entre ambos grupos expresado en tanto por ciento.

Grupos	n	SEA	SEAc	Probabilidad de diferencia entre grupos (%)		Solapamiento (%)	
1. <i>T. thynnus</i> (Fuengirola)	16	0.117	0.126	1 vs. 2	0.653	1 vs. 2	0.000
2. <i>T. thynnus</i> (Carboneras)	10	0.049	0.055	1 vs. 3	0.823	1 vs. 3	0.000
3. <i>S. sarda</i> (Fuengirola)	19	0.089	0.094	2 vs. 3	0.896	2 vs. 3	0.000

### 3.4.3 Análisis de isótopos estables en aminoácidos (CSIA-AA)

Los valores isotópicos ( $\delta^{13}C$  y  $\delta^{15}N$ ) medidos en aminoácidos y en el total (bulk) del tejido muscular se representan en las figuras 3 y 4. El rango de valores de  $\delta^{13}C$  obtenido en el total del tejido (bulk) fue más estrecho (-18.97 a -18.17‰) que el registrado en los AAs (-27.91 a -9.81‰). Se observó que los valores de  $\delta^{13}C$  medidos en el ácido glutámico, fenilalanina, isoleucina, leucina, metionina, tirosina y valina en las dos especies fueron más bajos que los del tejido en su conjunto (bulk). Además, se observó que la lisina de los ABFT de Carboneras mostró un valor de  $\delta^{13}C$  también inferior al medido en el tejido en su conjunto (bulk). Los AAs que tuvieron valores de  $\delta^{13}C$  más

bajos fueron la leucina (-27.39 a -26.54‰), la fenilalanina (-27.07 a -25.99‰), la metionina (-26.34 a -24.79‰), la tirosina (-26.00 a -25.42‰) y la valina (-25.77 a -25.41‰). Por el contrario, la glicina (-13.09 a -10.44‰), la treonina (-14.26‰ a -13.10‰) y la prolina (-14.59 a -13.33‰) fueron los AAs con valores más altos de  $\delta^{13}\text{C}$ .

Comparando los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  entre los ABFT de Fuengirola y Carboneras se observó que el ácido aspártico, la lisina, la metionina, la treonina, la prolina y la valina presentaron valores ligeramente más altos en los ejemplares capturados en Fuengirola. Por el contrario, exceptuado la alanina, cuyos valores de  $\delta^{13}\text{C}$  fueron iguales en ambas muestras de atún, los demás AAs mostraron valores de  $\delta^{13}\text{C}$  más bajos en los registrados en el ABFT de Fuengirola.

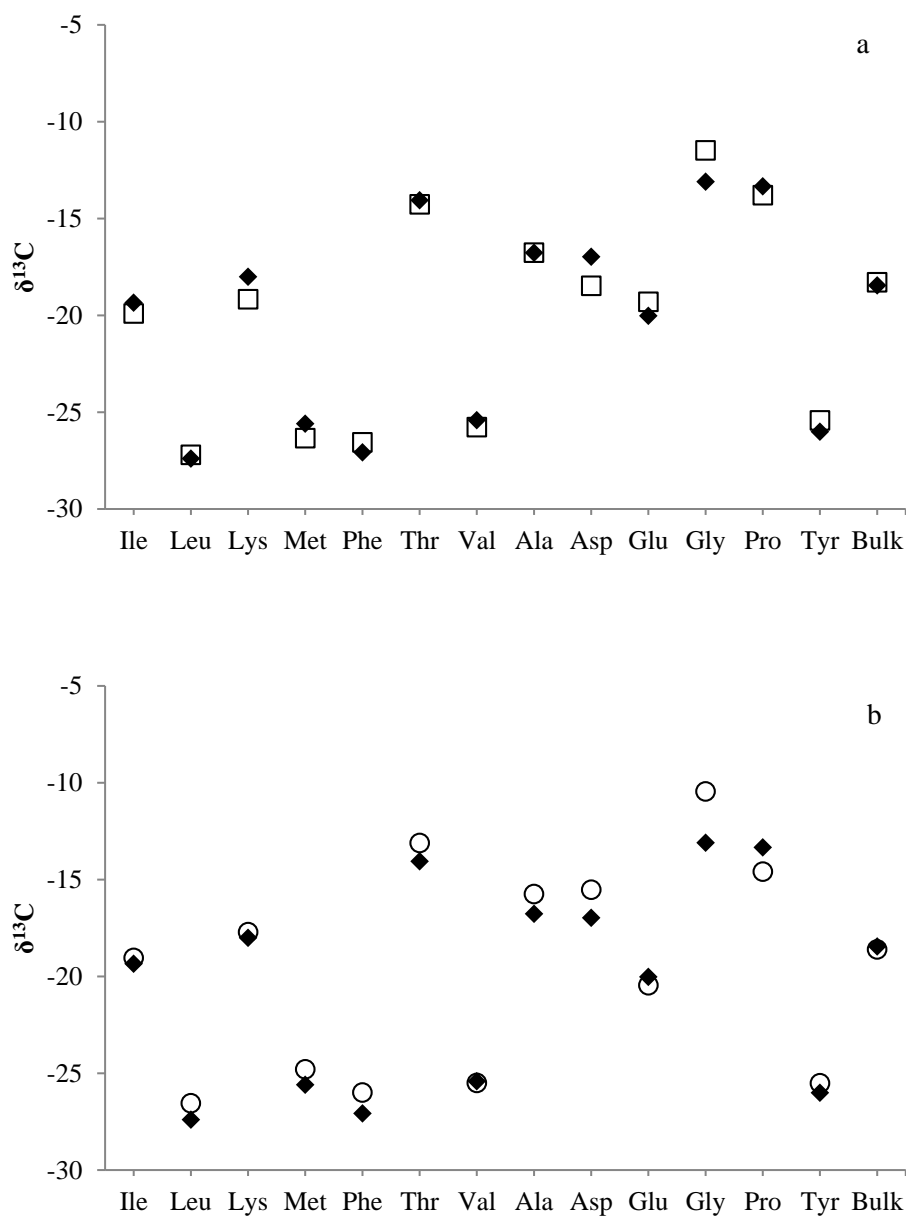


Fig. 3. Valores del  $\delta^{13}\text{C}$  en cada aminoácido y en el conjunto del tejido (bulk) en muestras de *Thunnus thynnus* capturados frente a Fuengirola (rombo) y Carboneras (cuadrado) (a); y entre *Thunnus thynnus* (rombo) y *Sarda sarda* (círculo) capturados en Fuengirola (b).

Al igual que en el caso del carbono, el rango de valores isotópicos del nitrógeno fue más estrecho en el conjunto del tejido (bulk) (8.09 a 9.86‰) que el medido en los

aminoácidos (-13.03 a 23.18‰) (Fig. 4). La totalidad de los AAs fuentes mostraron valores de  $\delta^{15}\text{N}$  inferiores a los medidos en el total del tejido (bulk). Por el contrario, todos los AAs tróficos tuvieron valores más altos que el medido en el total de la muestra (bulk).

La mayor parte de los AAs de ABFT de Fuengirola, exceptuando la glicina, la lisina y la metionina, presentaron valores más bajos de  $\delta^{15}\text{N}$  que los medidos en los de Carboneras. Todos los AAs de los ABFT procedentes de Fuengirola, exceptuando el ácido aspártico, tuvieron valores de  $\delta^{15}\text{N}$  inferiores a los registrados en los AAs de los BON.

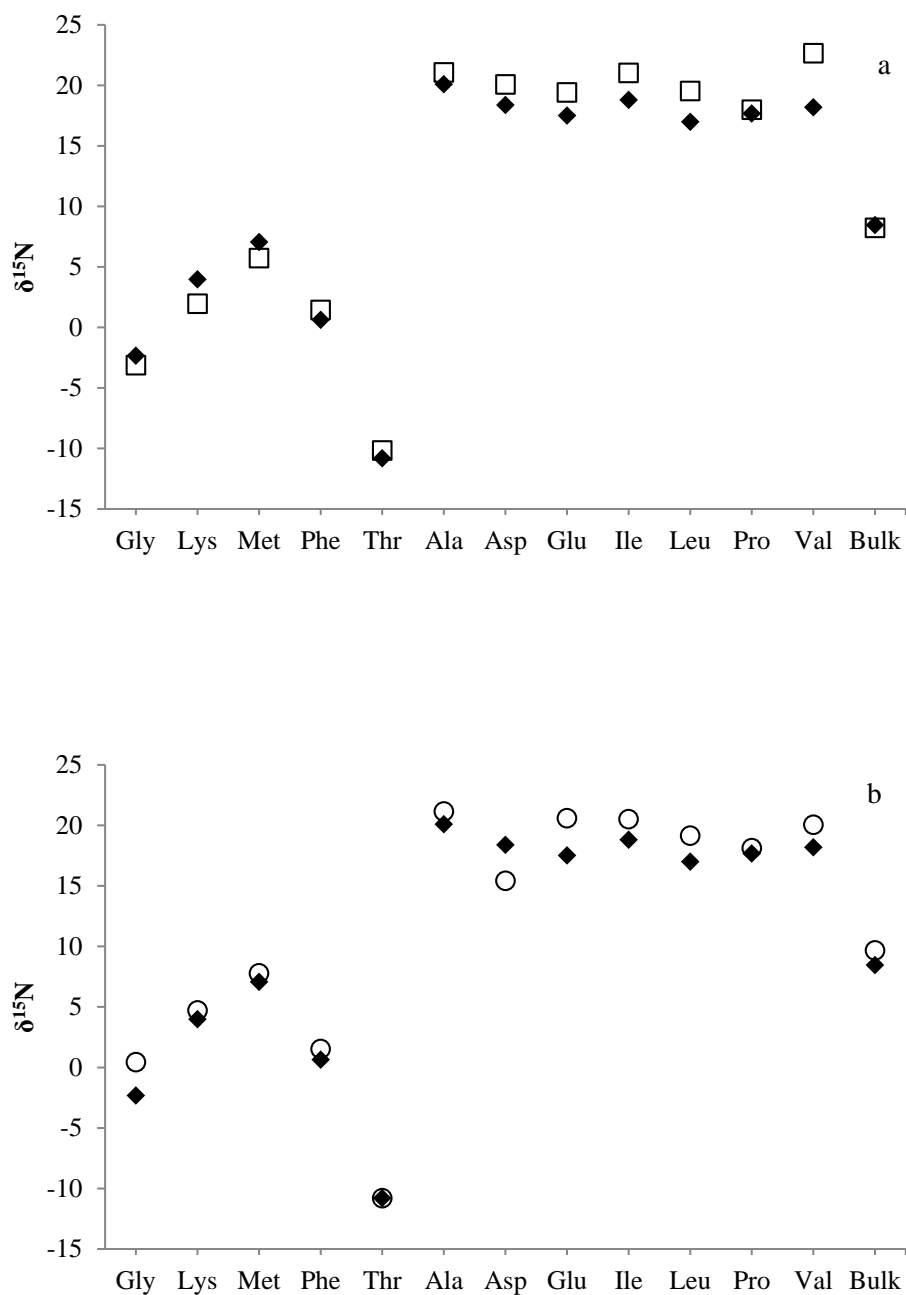


Fig. 4. Valores del  $\delta^{15}\text{N}$  en cada aminoácido y en el conjunto del tejido (bulk) en muestras de *Thunnus thynnus* capturados frente a Fuengirola (rombo) y Carboneras (cuadrado) (a); y entre *Thunnus thynnus* (rombo) y *Sarda sarda* (círculo) capturados en Fuengirola (b).

### 3.4.4 Posición trófica (PT)

La tabla 5 muestra las estimaciones de la PT de los BON y ABFT utilizando los tres tipos de datos: SCA, SIA y CSIA-AA. El CSIA-AA produjo los valores más bajos de PT, mientras que los derivados del SIA fueron los más altos.

Se observó que la PT estimada con los tres métodos fue mayor en los BON que en los ABFT de ambas zonas. Comparando entre los ABFT, las estimadas basadas en  $PT_{SCA}$  y  $PT_{CSIA-AA}$  fueron mayores en los juveniles procedentes de Carboneras que en los de Fuengirola. Por el contrario, los valores de la  $PT_{SIA}$  fueron más altos en ABFT de Fuengirola (Tabla 5).

Tabla 5. Estimación de la posición trófica (PT) con tres métodos distintos en muestras juveniles de *Sarda sarda* (BON) de Fuengirola y *Thunnus thynnus* (ABFT) de Fuengirola y Carboneras.  $PT_{SCA}$ , posición trófica estimada con datos de SCA (análisis de contenido estomacal);  $PT_{SIA}$ , posición trófica calculada a partir de los datos del SIA (análisis de isótopos estables medidos en el tejido muscular), y  $PT_{CSIA-AA}$ , PT estimada con datos de isótopos estables medidos en aminoácidos (ácido glutámico-fenilalanina). Los datos se expresan como media  $\pm$  desviación estándar (SD). n, número de individuos.

	$PT_{SCA}$ (n)	$PT_{SIA}$ (n)	$PT_{CSIA-AA}$ (n)
<i>T. thynnus</i> (Fuengirola)	4.01 $\pm$ 0.15 (31)	4.45 $\pm$ 0.23 (16)	3.14 $\pm$ 0.23 (5)
<i>T. thynnus</i> (Carboneras)	4.30 $\pm$ 0.26 (9)	4.28 $\pm$ 0.06 (10)	3.31 $\pm$ 0.14 (4)
<i>S. sarda</i> (Fuengirola)	4.43 $\pm$ 0.23 (12)	5.22 $\pm$ 0.13 (19)	3.49 $\pm$ 0.27 (4)

### 3.5. *Discusión*

#### 3.5.1. Análisis de contenidos estomacales (SCA)

El SCA de los ABFT mostró que los peces fueron la principal fuente de alimento, seguida en menor medida por crustáceos y cefalópodos. Nuestros resultados sobre la dieta de ABFT juveniles coinciden con trabajos anteriores llevados a cabo en atunes de edades semejantes en diferentes áreas del Mediterráneo (Sanz Brau 1990; Sinopoli *et al.* 2004; Ferrer-Palou *et al.* 2015; Medina *et al.* 2015, ver Capítulo 2). Pese a que la dieta del ABFT varía entre años y zonas, dos de las principales presas encontradas en los estómagos de los juveniles capturados en el Mediterráneo son *Engraulis encrasicolus* y clupeidos (Sanz Brau 1990; Ferrer-Palou *et al.* 2015; Medina *et al.* 2015; Van-Beveren *et al.* 2017, ver Capítulo 2). Se han obtenido resultados similares a partir del SCA de ABFT procedente de Fuengirola, donde ambas presas predominaron en la dieta de los juveniles, mientras que los ABFT procedentes de Carboneras se alimentaron principalmente de *Trachurus* spp. La gran importancia de *Trachurus* en la dieta de ABFT fue observada también en juveniles capturados en el Golfo de Vizcaya, y en adultos y subadultos procedentes del Estrecho de Messina y del norte del mar Levantino (Karakulak *et al.* 2009; Logan *et al.* 2011; Battaglia *et al.* 2012; Varela *et al.* 2014).

Respecto a los estudios sobre los hábitos alimentarios de BON, escasos y centrados principalmente en ejemplares adultos, apuntan a que los peces y concretamente los pequeños pelágicos y mesopelágicos (engráulidos, clupeidos, carángidos y pequeños escómbridos), son la principal fuente de alimento, aunque también lo son en menor

medida los cefalópodos y los crustáceos (Bigelow y Schroeder 1953; Demir 1963; Boschung Jr 1966; Yoshida 1980; Rey-Salgado *et al.* 1984; Stergiou y Karpouzi 2002; Campo *et al.* 2006; Fletcher *et al.* 2013). Por contra, la dieta de los BON capturados en Fuengirola fue exclusivamente piscívora, y la presa principal encontrada en los estómagos fue el jurel (*Trachurus* spp.), seguida por la sardina (*Sardina pilchardus*) y el boquerón (*Engraulis encrasicolus*).

No es sorprendente que las principales presas encontradas en los estómagos de ambos túnidos sean boquerones, clupeidos y jureles, dado que estas especies se concentran en altas densidades en la costa aprovechando los afloramientos costeros del mar de Alborán (Reina-Hervas y Serrano 1987; Giraldez y Abad 1995; Agostini y Bakun 2002; Leonart y Maynou 2003; Marina *et al.* 2015).

El método gráfico de Tokeshi confirmó que tanto los ABFT como los BON utilizaron una estrategia alimentaria similar, exhibiendo un comportamiento generalista heterogéneo. El mismo resultado se observó en ABFT juveniles capturados en Valencia durante tres años consecutivos, mientras que los ABFT procedentes de Cambrils exhibieron un comportamiento alimenticio especialista (ver Capítulo 2). La utilización de dos estrategias alimentarias distintas por parte de una misma especie oportunista está posiblemente relacionada con la abundancia de las presas en cada región (Salman y Karakulak 2009).

La presencia de un elevado porcentaje de estómagos con al menos una presa en su interior (60 a 75%) junto al hecho de que la mayoría de las principales presas aparecidas en los estómagos estaban poco digeridas sugiere que ambas especies se alimentaron



activamente durante la noche. Karakulak *et al.* (2009) y Battaglia *et al.* (2012) dedujeron también que el ABFT se puede alimentar durante la noche. En cambio, los trabajos de SCA sobre el BON llevados a cabo en el Mediterráneo indican que los adultos se alimentan activamente durante el día (Campo *et al.* 2006; Fletcher *et al.* 2013). Sin embargo, hasta la fecha no existen estudios que permitan deducir si el BON se puede alimentar de noche, pues los muestreos realizados no cubren el ciclo completo de 24 horas.

### 3.5.2. Análisis de isótopos estables

#### 3.5.2.1 Análisis de isótopos estables en el conjunto del tejido (bulk) (SIA)

La abundancia de lípidos en los tejidos, los cuales poseen largas cadenas de carbono, puede generar subestimaciones de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  (DeNiro y Epstein 1977; Logan *et al.* 2008; Hoffman y Sutton 2010). Los resultados de Post *et al.* (2007) indican que es importante tener en cuenta los lípidos cuando el contenido de éstos es alto, o cuando se pretende comparar especies con contenidos lipídicos variables. Sin embargo, Post *et al.* (2007) consideran que no es necesario realizar extracción lipídica o correcciones matemáticas en muestras de animales acuáticos cuando el contenido en lípidos es inferior al 5% en peso seco ( $\text{C:N} < 3.50$ ). Dado que nuestros valores de C:N medidos en el músculo de BON y ABFT fueron inferiores a 3.50 ( $3.21 \pm 0.07$ ), no aplicamos ninguna corrección a los datos de  $\delta^{13}\text{C}$ .

Los valores promedio de  $\delta^{13}\text{C}$  medidos en el músculo de ABFT juveniles de Carboneras y Fuengirola ( $-18.12 \pm 0.18\text{‰}$  y  $-18.42 \pm 0.15\text{‰}$ , respectivamente) fueron ligeramente

inferiores a los observados en el músculo de ABFT juveniles procedentes de Cambrils ( $-17.69 \pm 0.18\text{‰}$ ), Cartagena ( $-17.77 \pm 0.18\text{‰}$ ), mar Tirreno ( $-17.30 \pm 0.20\text{‰}$ ) y Valencia ( $-17.93 \pm 0.20\text{‰}$ ), y similares a los capturados en Valencia en 2013 ( $-18.15 \pm 0.26\text{‰}$ ) (Sarà y Sarà 2007; Ferrer-Palou *et al.* 2015; Medina *et al.* 2015, ver Capítulo 2). Por otra parte, los valores promedio de  $\delta^{15}\text{N}$  medidos en este estudio en ejemplares de Carboneras y Fuengirola ( $8.23 \pm 0.09\text{‰}$  y  $8.49 \pm 0.34\text{‰}$ , respectivamente) fueron similares a los encontrados por Medina *et al.* (2015) en ejemplares de tallas similares capturados en Cartagena ( $8.65 \pm 0.60\text{‰}$ ) y Cambrils ( $8.53 \pm 0.68\text{‰}$ ), superior al proporcionado por Sarà y Sarà (2007) ( $7.45 \pm 0.30\text{‰}$ ) y Ferrer-Palou *et al.* (2015) ( $6.60 \pm 0.34\text{‰}$ ) en juveniles del mar Tirreno, y al de ABFT capturados en Valencia en 2012 ( $8.02 \pm 0.46\text{‰}$ ) (ver Capítulo 2). Sin embargo, el  $\delta^{15}\text{N}$  fue más bajo que el medido en juveniles muestreados en Cambrils entre los años 2012 y 2014 ( $9.25 \pm 0.47\text{‰}$ ) y en Valencia en 2013 y 2014 ( $9.10 \pm 0.57\text{‰}$  y  $8.93 \pm 0.44\text{‰}$ , respectivamente) (ver Capítulo 2).

La diferencia significativa observada en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  entre los ABFT procedentes de Carboneras y Fuengirola sugiere que los organismos de los niveles tróficos basales en las dos áreas de estudio tienen valores de  $\delta^{13}\text{C}$  distintos. De hecho, en general, el  $\delta^{13}\text{C}$  de la línea base del ecosistema refleja las fuentes de carbono utilizadas por los productores primarios y las características particulares del fitoplancton, tales como el tamaño y la geometría de la célula, la tasa de crecimiento, las rutas metabólicas de fijación del carbono, la permeabilidad de las membranas celulares y la capacidad de utilización del bicarbonato disuelto (O'Leary 1981; Farquhar *et al.* 1989; Rau *et al.* 1996; Popp *et al.* 1998; Burkhardt *et al.* 1999).

En el caso de los bonitos, los valores promedio de  $\delta^{13}\text{C}$  ( $-18.47 \pm 0.14\text{‰}$ ) fueron inferiores a los registrados en ejemplares capturados en el mar Balear ( $-16.80 \pm 0.30\text{‰}$ ) y en juveniles procedentes del mar Tirreno ( $-18.20 \pm 0.10\text{‰}$ ) (Sarà y Sarà 2007; Cardona *et al.* 2012). Los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  ( $9.61 \pm 0.20\text{‰}$ ) fueron más altos que los observados en juveniles procedentes del mar Tirreno ( $7.50 \pm 0.20\text{‰}$ ) (Sarà y Sarà 2007), e inferiores a los aportados por Cardona *et al.* (2012) en bonitos del mar Balear ( $12.80 \pm 1.20\text{‰}$ ).

Al no encontrarse diferencias en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  entre BON y ABFT de Fuengirola, se puede inferir que estos escómbridos se estuvieron alimentando de presas procedentes de esa misma región. No obstante, los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  fueron más altos en BON que en ABFT, lo que sugiere que los BON se alimentaron de presas ubicadas en niveles tróficos superiores. Estos datos coinciden con las observaciones de los contenidos estomacales. La dieta de BON fue exclusivamente piscívora, predominando los jureles que suelen presentar generalmente valores de  $\delta^{15}\text{N}$  más altos que boquerones, sardinas y crustáceos (Chouvelon *et al.* 2012).

### 3.5.2.2 Análisis de isótopos estables en aminoácidos (CSIA-AA)

Los AAs esenciales medidos en ABFT y BON, exceptuando la treonina, tuvieron valores o bien semejantes a los medidos en el conjunto del tejido (isoleucina y lisina), o bien inferiores (fenilalanina, leucina, metionina y valina). En cambio, en ambas especies, la mayoría de AAs no esenciales, exceptuando la tirosina y el ácido glutámico, así como el ácido aspártico en los ABFT de Carboneras, mostraron valores más altos de  $\delta^{13}\text{C}$  que el registrado en el conjunto del tejido. Los bajos valores de  $\delta^{13}\text{C}$  registrados en

los AAs esenciales pueden explicarse por ser incorporados directamente de la dieta, sin que existan reacciones que produzcan fraccionamiento isotópico (McMahon *et al.* 2010). Por el contrario, los AAs no esenciales se pueden sintetizar a partir de los esqueletos de carbono de AAs, lípidos y glúcidos que entran en el ciclo de Krebs; por tanto, sufren diversas reacciones que provocan fraccionamiento isotópico (Fantle *et al.* 1999).

En general, al igual que se observó en el Capítulo 2, la glicina registró los valores promedio de  $\delta^{13}\text{C}$  más altos de todos los AAs, tanto en el ABFT ( $-12.29 \pm 1.02\text{‰}$ ) como en el BON ( $-10.44 \pm 0.95\text{‰}$ ). En otras especies alejadas filogenéticamente, se han observado resultados parecidos (Fantle *et al.* 1999; Lorrain *et al.* 2009). Según Fantle *et al.* (1999) existe un claro aumento de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de la glicina a medida que aumenta la posición trófica.

En el caso del nitrógeno, todos los AAs tróficos mostraron valores isotópicos más altos que los medidos en el conjunto del tejido, mientras que todos los AAs fuentes mostraron valores más bajos. En otros estudios, se han obtenido resultados similares, tanto en organismos salvajes como sometidos a ensayos de laboratorio usando dietas controladas (McClelland y Montoya 2002; McClelland *et al.* 2003; Chikaraishi *et al.* 2007, 2009; Popp *et al.* 2007; Olson *et al.* 2010; Bradley *et al.* 2014). Los AAs tróficos generalmente tienen altos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  porque hay una tendencia a la retención selectiva de los isótopos más pesado ( $^{15}\text{N}$ ) y pérdida de los isótopos más ligeros ( $^{14}\text{N}$ ) durante la desaminación y la transaminación (Chikaraishi *et al.* 2009; Miura y Goto 2012; Bowes y Thorp 2015). Por contra, los AAs fuentes permanecen prácticamente

inalterados a lo largo de la cadena trófica (McClelland y Montoya 2002; Chikaraishi *et al.* 2009).

La treonina presentó valores de  $\delta^{15}\text{N}$  altamente negativos, tanto en ABFT ( $-10.48 \pm 1.13\text{‰}$ ) como en BON ( $-10.80 \pm 1.87\text{‰}$ ), mientras que los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de glicina fueron solo ligeramente negativos en el ABFT ( $-2.73 \pm 1.47\text{‰}$ ) y próximos a cero en el BON ( $0.43 \pm 0.55\text{‰}$ ). Bradley *et al.* (2014) también obtuvieron valores negativos de  $\delta^{15}\text{N}$  en treonina y glicina en *Thunnus orientalis*. McMahon y McCarthy (2016) sugieren que el grado de fraccionamiento isotópico del nitrógeno en la treonina podría estar directamente relacionado con la calidad de la dieta; es decir, cuando hay concordancia en la composición de los AA entre la dieta y el consumidor (McMahon y McCarthy 2016).

### 3.5.3 Amplitud del nicho trófico

Las estimas de amplitud del nicho trófico poblacional sugieren que los ABFT capturados en Fuengirola se alimentaron de una dieta ligeramente más diversa ( $\exp(H') = 2.67$ ,  $\text{SEAc} = 0.13$ ), que los BON ( $\exp(H') = 2.02$  y  $\text{SEAc} = 0.09$ ) y ABFT de Carboneras ( $\exp(H') = 1.92$  y  $\text{SEAc} = 0.06$ ). Estos valores son similares a los obtenidos en ABFT de edad 0 capturados en Cambrils ( $\exp(H') = 1.40$  a  $2.76$ ), ligeramente superiores a los calculados en individuos muestreados en Cartagena ( $\exp(H') = 1.27$  a  $1.70$ ), e inferiores a los medidos en ABFT procedentes de Valencia ( $\exp(H') = 3.19$  a  $4.86$ ) (Medina *et al.* 2015; ver Capítulo 2). Igualmente, son más bajos que los calculados por Sorell *et al.* (2017) en ABFT adultos y subadultos en el Estrecho

de Gibraltar ( $\exp(H') = 7.24$  a  $9.50$ ). Por otro lado, los valores de la amplitud del nicho isotópico medidos en los ABFT de Carboneras y Fuengirola fueron inferiores a los obtenidos en ABFT juveniles capturados en Cambrils ( $SEA_C = 0.14$  a  $0.61$ ), Cartagena ( $SEA_C = 0.27$  a  $0.41$ ) y Valencia ( $SEA_C = 0.14$  a  $0.47$ ), así como en adultos y subadultos procedentes del Estrecho de Gibraltar ( $SEA_C = 0.24$  a  $0.76$ ) (Medina *et al.* 2015; Sorell *et al.* 2017, ver Capítulo 2).

Podemos, pues, concluir que la dieta los ABFT de Fuengirola fue más diversa que la de los ejemplares procedentes de Carboneras. Por otra parte, las diferencias observadas en la amplitud del nicho trófico, medida tanto con los datos del SCA como del SIA, sugieren que la dieta del ABFT fue más variada que la del BON. Además, el solapamiento del nicho isotópico entre ambas especies, estimado a partir del área de la elipse estándar Bayesiana (SEA) (Jackson *et al.* 2011), fue nulo. Por tanto, los resultados sugieren que no existe una competencia muy significativa por los principales recursos, aunque ambas especies utilizaron la misma estrategia alimentaria, generalista heterogénea, y compartieron presas en la dieta.

### 3.5.4 Posición trófica (PT)

La posición trófica del BON estimada mediante los análisis de contenidos estomacales ( $PT_{SCA} = 4.43 \pm 0.23$ ) fue parecida a la estimada por Stergiou y Karpouzi (2002) en ejemplares capturados en el mar Egeo ( $4.50 \pm 0.80$ ) e inferior a la aportada por Corrales *et al.* (2015) en muestras del noroeste del Mediterráneo ( $4.08$ ). Pese a que los valores de la PT estimada a partir de los contenidos estomacales de los ABFT ( $4.16 \pm 0.21$ ) fue

inferior a los del BON ( $4.43 \pm 0.23$ ), el rango de valores obtenidos estuvo en la línea de los resultados publicados por Corrales *et al.* (2015) ( $4.20$ ), Stergiou y Karpouzi (2002) ( $4.30 \pm 0.73$ ) y el Capítulo 2 ( $4.08 \pm 0.23$ ).

El valor estimado de  $PT_{SCA}$  en los ABFT de Carboneras ( $4.30 \pm 0.26$ ), ligeramente mayor que en Fuengirola ( $4.01 \pm 0.15$ ), es debido posiblemente a que los de Carboneras se alimentaron de una mayor cantidad en peso de *Trachurus* spp., *Lestidiops sphyrenoides* e *Illex coindetii*, presas que generalmente tienen una posición trófica más alta que *Engraulis encrasicolus* y *Sardina pilchardus* (Corrales *et al.* 2015), principales presas encontradas en los estómagos de los ABFT muestreados en Fuengirola.

La posición trófica estimada con los datos isotópicos del músculo (bulk) en BON ( $PT_{SIA} = 5.22 \pm 0.13$ ) fue mayor que la obtenida en juveniles de ABFT capturados en Carboneras y Fuengirola ( $4.28 \pm 0.06$  y  $4.45 \pm 0.23$ , respectivamente). El rango de valores de la  $PT_{SIA}$  estimada en ABFT en el presente estudio concuerda con las estimas de ABFT juveniles capturados en Cambrils y Valencia ( $4.53 \pm 0.35$  y  $4.32 \pm 0.47$ , respectivamente) (ver Capítulo 2), aunque superiores a la calculada en muestras de juveniles de ABFT capturados en el mar Tirreno ( $3.10 \pm 0.20$ ) (Sarà y Sarà 2007). Nuestros valores son similares a los estimados en adultos capturados en el Mediterráneo central ( $4.26 \pm 0.17$ ) y en el Atlántico noroccidental ( $4.10$ ) (Estrada *et al.* 2005; Sarà y Sarà 2007). No obstante, sería de esperar que individuos de tallas dispares ocupasen diferentes posiciones tróficas, dado que la PT suele aumentar con la talla (Sarà y Sarà 2007; Sorell *et al.* 2017). Esta aparente incoherencia podría ser debida a la aplicación de un factor de discriminación no específico. Estrada *et al.* (2005) y Sarà y Sarà (2007) usaron el factor de discriminación propuesto por Post (2002), calculado como la media

general entre organismos terrestres y acuáticos ( $\Delta^{15}\text{N} = 3.4\text{‰}$ ), mucho mayor que el específico de juveniles de atún rojo utilizado en este estudio ( $\Delta^{15}\text{N}_{\text{músculo}} = 1.46\text{‰}$ ) (Varela *et al.* 2012).

Los valores de la PT derivados del CSIA-AA ( $\text{PT}_{\text{CSIA-AA}}$ ) fueron del orden de media unidad y una unidad inferiores a los obtenidos con los datos de SCA y SIA, respectivamente. La subestimación de la  $\text{PT}_{\text{CSIA-AA}}$  con respecto a la PT calculada con los otros dos procedimientos puede estar relacionada con las constantes usadas en la ecuación a partir de la cual se estimó la  $\text{PT}_{\text{CSIA-AA}}$ : el factor de discriminación isotópico ( $\text{TDF} = 6.30 \pm 0.40\text{‰}$ , Bradley *et al.* (2014)) y la diferencia isotópica en el ácido glutámico y la fenilalanina en el productor primario ( $\beta = 3.40 \pm 0.90\text{‰}$ , Chikaraishi *et al.* (2009)), si bien el valor de  $\beta$  generalmente aplicado produce poca variabilidad en las estimas de PT (Chikaraishi *et al.* 2009). Por otra parte, el TDF está fuertemente influenciado por la calidad de la dieta asimilada por el consumidor, de manera que los valores de TDF disminuyen cuando las diferencias en la composición de los AAs entre el consumidor y la dieta son pequeños. Por el contrario, las dietas de baja calidad (cuando existen grandes diferencias entre los AAs que requiere el consumidor y los aportados por la dieta) aumentan considerablemente los valores de TDF (McMahon y McCarthy 2016; Blanke *et al.* 2017). Estos mismos autores ponen de manifiesto que los valores de TDF entre especies próximas pueden no variar considerablemente. No obstante, la utilización de un TDF no específico puede llevar a subestimar la PT en 0.3 por nivel trófico (Blanke *et al.* 2017). Es, pues, evidente que se necesita aumentar el número de ensayos de dietas controladas en laboratorio que permitan determinar con mayor precisión los TDF en función de las diferentes dietas y así poder aumentar



sustancialmente la exactitud de las estimas de la PT (Chikaraishi *et al.* 2015; McMahon y McCarthy 2016; Blanke *et al.* 2017).

Los ejemplares de ABFT capturados en Fuengirola mostraron valores más bajos de  $PT_{CSIA-AA}$  que los de Carboneras. El mismo resultado se obtuvo con los datos de los análisis de contenidos estomacales. Por el contrario, los valores de  $PT_{SIA}$  fueron más altos en los de Fuengirola. Esta discrepancia en la estima de la PT realizada con los datos de SIA en comparación con las mediciones llevadas a cabo con SCA y CSIA-AA, podrían ser atribuidas a valores diferentes de  $\delta^{15}N$  de la línea base del ecosistema entre las dos zonas. No obstante, Quintanilla *et al.* (2015) observaron que los valores de  $\delta^{15}N$  medidos en muestras de microzooplankton obtenidas en 2009, los utilizados como organismo base para la estima de la  $PT_{SIA}$  en este estudio, no variaron entre las dos áreas.

La PT del BON, estimada con las tres fuentes de datos, siempre fue más alta que la del ABFT. Pese a que ambas especies se alimentaron en la misma zona de Fuengirola, y aparentemente compartieron recursos, las principales presas encontradas en los estómagos no fueron las mismas. El BON se alimentó principalmente de peces como los jureles, ocupando una PT más alta que el ABFT, el cual se alimentó de otras especies de peces e invertebrados ubicados en niveles tróficos inferiores (Chouvelon *et al.* 2012; Corrales *et al.* 2015).

### *3.6. Conclusiones*

Nuestros resultados indican que ambas especies de túnidos se alimentan activamente durante la noche en el mar de Alborán. La dieta de los ABFT fue más diversa que la de los BON, y estuvo compuesta principalmente de peces y, en menor medida, de invertebrados. Los bonitos, en cambio, consumieron peces exclusivamente. Pese a que ambas especies se alimentaron en la misma zona de Fuengirola, la posición trófica estimada en el bonito fue superior a la del ABFT. Además, el método SIBER no mostró solapamiento entre los nichos isotópicos de los dos túnidos. Por tanto, los resultados sugieren que no existe una competencia muy significativa por los principales recursos entre los juveniles de las dos especies, aunque ambos exhibieron una estrategia alimentaria generalista heterogénea, y compartieron presas en la dieta.

### Discusión general

En el Mediterráneo occidental, parte de la población de atún rojo de edad 0 se alimenta en la plataforma continental española (Sanz Brau 1990; Medina *et al.* 2015), tal y como se deduce del número reducido de estómagos vacíos encontrados (Chase 2002). Asimismo, los datos de SCA sugieren que el Estrecho de Gibraltar (SoG) representa una zona de alimentación de adultos y subadultos. En cambio, en otros trabajos realizados sobre atunes rojos capturados por almadrabas en la misma zona se observó que la mayoría de los estómagos estaban vacíos (Rodríguez-Roda 1964; Varela *et al.* 2013), lo cual podría estar relacionado con los largos períodos de tiempo que estos ejemplares permanecen en las instalaciones antes de ser sacrificados, dirigiendo completamente el contenido estomacal (Varela *et al.* 2013). Además, las operaciones de pesca en las almadrabas producen un intenso estrés a los atunes, lo cual puede provocar que los ejemplares regurgiten el contenido estomacal (Chase 2002; Varela *et al.* 2013).

En la plataforma continental española, los juveniles parecen alimentarse tanto de día como de noche, según sugieren las presas aparecidas poco digeridas en las vísceras de los ejemplares muestreados en horas diurnas (9:00 a 14:00 AM) y nocturnas (2:00 a 5:00 AM). Pese a que la mayoría de los estudios existentes no cubren el ciclo completo de 24 horas y, por tanto, no pueden determinar si se alimentan de noche, Karakulak *et al.* (2009) y Battaglia *et al.* (2012) sugieren que el atún rojo se puede alimentar durante la noche. De hecho, en otras especies de túnidos como la albacora (*T. alalunga*), el rabil (*T. albacares*), el atún rojo del pacífico (*T. orientalis*) y el patudo (*T. obesus*) se ha observado que, si bien se alimentan principalmente durante el día, los eventos

alimenticios se dan en la noche (Itoh *et al.* 2003; Pusineri *et al.* 2005; Young *et al.* 2010b; Goñi *et al.* 2011; Olson *et al.* 2016; Varela *et al.*, enviado).

En general, los juveniles de edad 0 del Mediterráneo occidental analizados en este trabajo se alimentaron principalmente de pequeños peces pelágicos y, dentro de los peces, *Engraulis encrasicolus* fue la presa más abundante de la dieta, seguida por los clupeidos, aunque la cantidad aparecida en los estómagos varió entre zonas y años. En otros estudios sobre ejemplares de tallas semejantes muestreados en el Mediterráneo occidental se observaron resultados similares (Sanz Brau 1990; Ferrer-Palou *et al.* 2015; Medina *et al.* 2015). La gran proporción de boquerón encontrada en los estómagos en comparación con la sardina puede estar relacionada con la distribución de ambas especies en la época de muestreo de los atunes (agosto-noviembre). Según se deduce de los trabajos de distribución y preferencia de hábitat, en otoño el boquerón tiene una distribución geográfica más amplia, pues su hábitat potencial se extiende desde aguas costeras hasta la batimetría de 180 m, mientras que el de la sardina se concentra generalmente en aguas más someras (< 65-100 m) (Tugores *et al.* 2011; Giannoulaki *et al.* 2013; Saraux *et al.* 2014). Además, el reclutamiento y la abundancia de estos pequeños pelágicos varía interanualmente, si bien, los resultados de Tugores *et al.* (2010) sugieren que la distribución espacial de *E. encrasicolus* es más estable entre años que la de *S. pilchardus*. Giannoulaki *et al.* (2013) observaron que pese a que la abundancia de sardina variaba entre años el tamaño del área de distribución de la especie no lo hacía, por tanto, sugirieron que los años de más abundancia las poblaciones aumentaban de densidad en vez de ocupar una área mayor. Por el contrario, estos mismos autores indicaron que existe una relación directa entre la abundancia de

boquerón y el tamaño del área que ocupa la población. Podemos suponer, pues, que, si los atunes de edad 0 ocupan toda la plataforma continental, tienen mayor probabilidad de encontrar boquerón que sardina (Van-Beveren *et al.* 2017).

En Carboneras (Mediterráneo sudoccidental), sin embargo, observamos que los atunes juveniles se alimentaron principalmente de jurel de pequeño tamaño. En esta región, la plataforma continental es muy estrecha y, según datos no publicados de la campaña Ecomed del IEO entre 2003 y 2007, la abundancia de boquerón y sardina suele ser baja, mientras que la de jurel generalmente es alta. Igualmente, los análisis de los contenidos estomacales de bonitos juveniles capturados en una localidad muy próxima (costa de Fuengirola, mar de Alborán) muestran que la presa principal en la dieta fue el jurel. Coincidiendo con nuestros datos, en numerosos estudios precedentes se ha demostrado que los jureles representan un importante recurso alimenticio para el atún rojo y el bonito (Rey-Salgado *et al.* 1984; Stergiou y Karpouzi 2002; Campo *et al.* 2006; Karakulak *et al.* 2009; Logan *et al.* 2011; Battaglia *et al.* 2012; Fletcher *et al.* 2013; Varela *et al.* 2014; Van-Beveren *et al.* 2017).

En general, los invertebrados son un importante recurso alimenticio para los atunes de edad 0 del Mediterráneo, tal y como indican los datos de SCA de los ejemplares analizados en este estudio, así como, los resultados obtenidos en trabajos previos sobre atunes de tallas similares muestreados en diferentes áreas del Mediterráneo (Sanz Brau 1990; Sinopoli *et al.* 2004; Ferrer-Palou *et al.* 2015 y Medina *et al.* 2015). Dentro de los invertebrados, los calamares ommastreídeos (*Illex coindetii* y *Todaropsis eblanae*) fueron las presas predominantes en peso observadas en los estómagos de los juveniles. Asimismo, los estudios de Ferrer-Palou *et al.* (2015) y Medina *et al.* (2015) aportan

resultados similares. La importancia de ambas especies de ommastréfidos en la dieta de los juveniles puede deberse a que en la plataforma continental del Mediterráneo occidental, donde se alimentan los atunes, son dos de las especies de cefalópodos más abundantes (Sánchez *et al.* 1998 y Quetglas *et al.* 2000).

Los bonitos procedentes de Fuengirola se alimentaron exclusivamente de peces, a diferencia de lo que se deduce de estudios anteriores, que apuntan a que los pequeños peces pelágicos y mesopelágicos (engráulidos, clupeidos, carángidos y pequeños escómbridos) son la principal fuente de alimento, seguida en menor medida de cefalópodos y crustáceos (Bigelow y Schroeder 1953; Demir 1963; Boschung Jr 1966; Yoshida 1980; Rey-Salgado *et al.* 1984; Stergiou y Karpouzi 2002; Campo *et al.* 2006; Fletcher *et al.* 2013).

Los atunes rojos adultos y subadultos capturados en el SoG se alimentaron principalmente de crustáceos mesopelágicos (*Sergia robusta*, *AcanthePHYra pelagica*, *Pasiphaea* spp.), así como de peces mesopelágicos (Stomiidae y Myctophidae) y clupeidos, aunque los calamares también contribuyeron significativamente a la dieta. Estos resultados no coinciden con las observaciones de otros autores que sugieren que el atún rojo se alimenta principalmente de peces y calamares (Chase 2002; Karakulak *et al.* 2009; Logan *et al.* 2011; Medina *et al.* 2015). No obstante, en el Mediterráneo central, Battaglia *et al.* (2012) también observaron que los atunes se alimentaron de los mismos géneros de crustáceos mesopelágicos (*Sergia*, *AcanthePHYra* y *Pasiphaea*). Además, dos de las especies más abundantes de tiburones demersales en el SoG (*Galeus melastomus* y *Etmopterus spinax*), así como el voraz (*Pagellus bogaraveo*) concurrente en la zona, se alimentan principalmente de las mismas presas mesopelágicas (crustáceos

decápodos, estómidos y mictófididos) que los atunes (Polonio *et al.* 2008; Fanelli *et al.* 2009). *Galeus melastomus* y *Etmopterus spinax* son dos especies demersales que viven generalmente a profundidades superiores a los 1000 m (Fanelli *et al.* 2009), mientras que el voráz habita aguas más superficiales (< 700 m) (Gil 2010), al igual que el atún rojo en el SoG (Aranda *et al.* 2013). Por tanto, pese que los tiburones y atunes se alimentan de las mismas presas pelágicas, no compiten directamente por los recursos, dado que se alimentan en diferentes estratos de la columna de agua. Por el contrario, podría existir una competencia significativa por los recursos entre el atún y el voraz que debería ser estudiada en trabajos posteriores.

La diversidad de la dieta de la cual se alimenta el atún rojo suele variar entre zonas y años (Chase 2002, Butler *et al.* 2010; Logan *et al.* 2011). Nuestros datos indican que el atún de edad 0 se alimentó de una dieta más diversa en la zona de Valencia ( $\exp(H') = 3.19$  a  $4.86$ ) en comparación con los valores obtenidos en otras localidades de la plataforma continental española ( $\exp(H') = 1.27$  a  $2.76$ ) (Medina *et al.* 2015) y, posiblemente se deba a cambios en la disponibilidad de las principales presas en el hábitat (Olson *et al.* 2016). No obstante, hemos observado que los adultos y subadultos del SoG consumieron una dieta más diversa ( $\exp(H') = 7.24$  a  $9.50$ ) que los ejemplares de edad 0. El aumento de la diversidad de la dieta con la talla no es sorprendente, ya que los ejemplares de mayor tamaño son capaces de alimentarse tanto de presas grandes como pequeñas, mientras que los individuos más pequeños generalmente están limitados a ingerir presas de pequeño tamaño (Costa 2009).

Los resultados de  $\delta^{13}\text{C}$  obtenidos tanto en músculo como en hígado de juveniles y adultos de atún rojo mostraron una alta variabilidad interanual y espacial. Estos

resultados no son inesperados, dado que la composición isotópica del carbono de los consumidores depende fundamentalmente de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de los organismos que constituyen la base de la cadena trófica (Graham 2009), que a su vez está afectado por los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de las fuentes de carbono utilizadas por los productores primarios (Popp *et al.* 1998; Clementz y Koch 2001; Bouillon *et al.* 2011).

En general, los valores  $\delta^{13}\text{C}$  medidos en el hígado y el músculo de los juveniles de edad 0 fueron similares, lo cual podría indicar que la firma isotópica de los atunes rojos estudiados aquí estaban en equilibrio con la de las presas locales y, por tanto, se podría deducir que se alimentaron en la misma zona durante un período prolongado de tiempo (Medina *et al.* 2015). Por el contrario, los valores isotópicos del carbono obtenidos en ambos tejidos de adultos y subadultos capturados en el SoG fueron diferentes, lo que podría indicar que los atunes estudiados son migradores recientes en el SoG (Logan *et al.* 2011), o bien, que los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de los organismos basales del ecosistema variaron recientemente y, por tanto, el músculo al tener una tasas de renovación más lenta en comparación con el hígado, podría no estar en equilibrio con las presas locales (Graham 2008; Madigan *et al.* 2012).

En atún rojo y rabil se ha observado una relación positiva entre los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  y la talla del cuerpo (Graham *et al.* 2007; Sarà y Sarà 2007; Weng *et al.* 2015; Varela *et al.*, enviado). Una relación positiva entre ambas variables podría indicar que los individuos de mayor tamaño se alimentan de presas con valores de  $\delta^{15}\text{N}$  altos y, por tanto, de presas situadas en niveles tróficos más altos (Jennings *et al.* 2002). Pese a que nuestras muestras no cubren el rango de tamaños de 46 a 77 cm y, por tanto, no podemos evaluar la relación entre el  $\delta^{15}\text{N}$  y la talla del cuerpo con nuestros datos de manera continua, se



observó una relación positiva (aunque débil) entre los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  medidos en ambos tejidos y la talla del cuerpo de los ejemplares adultos y subadultos del SoG. Además, coincide que los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  medidos en los ejemplares de edad 0 fueron inferiores que los registrados en los individuos muestreados en el SoG. No obstante, los valores isotópicos del nitrógeno de los organismos que constituyen la base del ecosistema pueden variar espacial y temporalmente (Olson *et al.* 2010). Por tanto, los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de un organismo dependen principalmente de la posición trófica de las presas y de los valores isotópicos de los organismos que constituyen la línea base del ecosistema, que están condicionados a su vez por las fuentes de nitrógeno utilizadas por los productores primarios que pueden tener diferentes valores de  $\delta^{15}\text{N}$  (Post 2002).

En general, se observó, tanto en juveniles como en adultos, que los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  fueron más altos en el músculo que en el hígado, lo que sugiere un cambio reciente en los valores  $\delta^{15}\text{N}$  de las presas, los cuales no se habrían integrado aún en el tejido muscular (Graham 2008; Madigan *et al.* 2012). Por contra, Medina *et al.* (2015), en muestras de atunes de edad 0 de Cambrils y Cartagena, no observaron diferencias significativas en los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  entre ambos tejidos, por lo cual sugirieron que los atunes se alimentaron de presas situadas en niveles tróficos similares en el último período de tiempo (meses).

Los resultados del modelo de mezcla SIAR obtenidos a partir del tejido muscular muestran que los atunes del SoG se alimentaron principalmente de la familia Ommastrephidae (*I. coindetii* y *T. eblanae*), presas generalmente están localizadas en posiciones tróficas altas de la cadena trófica (Corrales *et al.* 2015). En cambio, la proporción de la contribución de ommastréfidos estimada a partir del tejido hepático fue

baja, mientras que la de las presas localizadas en niveles tróficos más bajos (peces y crustáceos mesopelágicos) fue elevada. Varela *et al.* (2013) obtuvieron resultados similares en ejemplares capturados en la misma zona en mayo y junio. La diferente proporción de presas estimada en ambos tejidos probablemente se deba a un cambio reciente en los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de las presas que el tejido muscular aún no ha sido capaz de integrar (McNeil *et al.* 2006; Graham 2008; Madigan *et al.* 2012).

Los resultados del método SIBER sugieren que los atunes de edad 0 y los ejemplares adultos y subadultos del SoG tienen una amplitud de nicho similar. El rango de valores obtenidos en este estudio coincide con el estimado por Medina *et al.* (2015) en ejemplares de edad 0 capturados en Cambrils y Cartagena. Las diferencias sobre la amplitud trófica de uno y otro método, pueden deberse a varias causas. En primer lugar, los datos de SCA aportan información más detallada sobre las presas consumidas que los datos de SIA (Peterson y Fry 1987; Logan *et al.* 2006). En segundo, las especies que constituyen la dieta de los atunes pueden tener firmas isotópicas similares y presentar una alta variabilidad en los valores isotópicos entre individuos (Polunin *et al.* 2001; Meissner *et al.* 2012; Varela *et al.* 2013; Valls *et al.* 2014, Capítulo 3). Por tanto, es posible que el método SIBER no detectaría las diferencias observadas en la diversidad de la dieta estimada con los datos de SCA

Las diferencias observadas en la amplitud del nicho trófico, medida tanto con los datos de SCA como de SIA, sugieren que la dieta del atún rojo de edad 0 es más diversa que la del bonito. Además, el solapamiento del nicho isotópico entre ambas especies fue nulo, indicando que no existe una competencia muy significativa por los principales recursos, aunque ambas especies compartieran presas en la dieta.

En los últimos años, los análisis de isótopos estables en aminoácidos (CSIA-AA) se han convertido en un método emergente usado en estudios de biología trófica (Fantle *et al.* 1999; McClelland y Montoya 2002; Larsen *et al.* 2009; Lorrain *et al.* 2009). No obstante, la complejidad de las mediciones y el alto precio de los análisis limitan el número de trabajos existentes (Bowes y Thorp 2015). En general, se ha observado que los AAs esenciales tienen valores de  $\delta^{13}\text{C}$  inferiores a los AAs no esenciales, mientras que los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  medidos en los AAs fuentes son menores que los obtenidos en los AAs tróficos (Fantle *et al.* 1999; McClelland y Montoya 2002; McClelland *et al.* 2003; Chikaraishi *et al.* 2007, 2009; Popp *et al.* 2007; McMahon *et al.* 2010; Olson *et al.* 2010; Arthur *et al.* 2014; Bradley *et al.* 2014). Nuestros resultados, tanto en el bonito como en el atún rojo, concuerdan con tales observaciones. Pese a que el número de muestras analizado fue bajo y, por tanto no permitió la comparación estadística de los valores isotópicos de los AAs entre las diferentes poblaciones de juveniles, así como entre las muestras de bonito y los atunes, los resultados apuntan a que los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  medidos en los AAs varían de una zonas a otras y entre las dos especies.

La posición trófica (PT) se estimó a partir de tres fuentes de datos distintos: SCA, SIA y CSIA-AA. Los valores de la posición trófica estimados para el atún de edad 0 (PT~ 4) fueron similares a los aportados por otros autores para ejemplares del Mediterráneo (Stergiou y Karpouzi 2002, Corrales *et al.* 2015). Por otra parte, los datos de PT estimados en bonitos sugieren que los juveniles de esta especie ocupan una posición ligeramente más alta en la red trófica que los atunes de tallas similares. En cuanto a los ejemplares adultos y subadultos procedentes del SoG, los elevados valores de  $\delta^{15}\text{N}$

medidos en músculo e hígado en comparación con los observados en juveniles indican, como sería previsible, que los adultos ocupan una posición trófica superior.

En general, los valores de la PT estimados a partir de la pareja de aminoácidos ácido glutámico-fenilalanina mediante la aproximación sugerida por Chikaraishi *et al.* (2009), fueron del orden de media unidad inferior a los obtenidos con los datos de SCA y del orden de una unidad inferior a los valores de la PT<sub>SIA</sub>. La subestimación de la PT<sub>CSIA-AA</sub> con respecto a la PT calculada con los otros dos procedimientos posiblemente esté relacionada con el factor de discriminación isotópico (TDF) utilizado (Blanke *et al.* 2017). De hecho, según estos autores la utilización de un TDF no específico puede llevar a subestimar la PT<sub>CSIA-AA</sub> en 0.3 por nivel trófico.

Los ensayos de dietas controladas en laboratorio que aporten datos específicos sobre los TDF son escasos (McMahon y McCarthy 2016; Blanke *et al.* 2017) y hasta la fecha no hay datos disponibles para el atún rojo del Atlántico. No obstante, según McMahon y McCarthy (2016) y Blanke *et al.* (2017), los valores de TDF pueden no variar considerablemente entre especies próximas, pero sí que están fuertemente influenciados por la calidad de la dieta, de manera que dieta de alta calidad (cuando las diferencias en la composición de los AAs entre el consumidor y la dieta son pequeños) disminuyen considerablemente los valores de TDF y las de baja calidad los aumentan. Por tanto, se considera fundamental aumentar el número de ensayos de dietas controladas en laboratorio que permitan determinar con mayor precisión los TDF en función de las diferentes dietas (Chikaraishi *et al.* 2015; McMahon *et al.* 2015, McMahon y McCarthy 2016; Blanke *et al.* 2017).

Bradley *et al.* (2014) sugirieron que la pareja de AAs que proporciona las estimas más fiables de la PT en juveniles de atún rojo oriental (*Thunnus orientalis*) es la formada por alanina y glicina. No obstante, los resultados que obtuvimos al utilizar esta pareja de AAs en atunes y bonitos juveniles fueron poco realistas (PT ~6-7), mientras que la pareja más frecuentemente recomendada, glu-phe (Chikaraishi *et al.* 2009; McMahon *et al.* 2015; McMahon y McCarthy 2016), proporcionó estimas mucho más coherentes.



### Conclusiones generales

- El Estrecho de Gibraltar es utilizado por atunes rojos adultos y subadultos como una importante zona de alimentación
- En el Estrecho de Gibraltar, los atunes rojos adultos y subadultos se alimentan principalmente de invertebrados mesopelágicos (*Sergia robusta*, *Acanphephyra pelagica*, *Pasiphaea* spp., Ommastrephidae) y, en menor medida, de peces mesopelágicos (Stomiidae y Myctophidae) y clupeidos.
- Los atunes residentes en el Estrecho de Gibraltar se comportan como mesodepredadores en lugar de superdepredadores, y probablemente compiten con otros grandes pelágicos por los mismos recursos tróficos.
- La dieta de los atunes rojos juveniles es diversa y varía entre zonas y años.
- En la plataforma continental española del Mediterráneo, el atún rojo de edad 0 se alimenta principalmente de pequeños pelágicos (*Engraulis encrasicolus* y clupeidos) y, en menor proporción, de invertebrados (cefalópodos y pequeños crustáceos).
- El atún rojo juvenil ocupa una posición elevada en la cadena trófica, con valores próximos a 4.





## Bibliografía

- Abascal, F.J., Medina, A., De la Serna, J.M., Godoy, D. y Aranda, G. (2016). Tracking bluefin tuna reproductive migration into the Mediterranean Sea with electronic pop-up satellite archival tags using two tagging procedures. *Fisheries Oceanography* 25, 54–66.
- Abend, A.G. y Smith, T.D. (1997). Differences in stable isotope ratios of carbon and nitrogen between long-finned pilot whales (*Globicephala melas*) and their primary prey in the western north Atlantic. *ICES Journal of Marine Science* 54, 500–503.
- Addis, P., Cau, A., Davini, M.A., Secci, E. y Scibaldi, G. (1997). Collection of tuna data catches by trap-nets in Sardinia: historical (1825-1980) and recent catches (1992-1995). *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 46, 132–139.
- Agostini, V.N. y Bakun, A. (2002). Ocean triads' in the Mediterranean Sea: physical mechanisms potentially structuring reproductive habitat suitability (with example application to European anchovy, *Engraulis encrasicolus*). *Fisheries Oceanography* 11, 129–142.
- Alemany, F., Deudero, S., Morales-Nin, B., López-Jurado, J.L., Jansa, J., Palmer, M. y Palomera, I. (2006). Influence of physical environmental factors on the composition and horizontal distribution of summer larval fish

- assemblages off Mallorca Island (Balearic archipelago, western Mediterranean). *Journal of Plankton Research* 28, 473–487.
- Alemany, F., Quintanilla, L., Velez-Belchí, P., García, A., Cortés, A., Rodríguez, J. M., Fernández de Puellas, M.L., González-Pola, C. y López-Jurado, J.L. (2010). Characterization of the spawning habitat of Atlantic bluefin tuna and related species in the Balearic Sea (western Mediterranean). *Progress in Oceanography* 86, 21–38.
  - Aloncle, H. y Delaporte, F. (1970). Rythmes alimentaires et circadiens chez le germon *Thunnus alalunga* (Bonnaterre 1788). *Revue des travaux de l'Institut des pêches maritimes* 34, 171–188.
  - Amezaga-Herrán, R.A. (1988). Análisis de contenidos estomacales en peces. Revisión bibliográfica de los objetivos y la metodología. *Informes técnicos del Instituto Español de Oceanografía*, 63–74.
  - Amundsen, P.A., Gabler, H.M. y Staldvik, F.J. (1996). A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data-modification of the Costello (1990) method. *Journal of Fish Biology* 48, 607–614.
  - Anderson, M. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral ecology* 26, 32–46.
  - Anderson, M., Gorley, R.N. y Clarke, R.K. (2008). Permanova+ for PRIMER: guide to software and statistical methods. PRIMER-E, Plymouth.
  - Aranda, G., Abascal, F.J., Varela, J.L. y Medina, A. (2013). Spawning behaviour and post-spawning migration patterns of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) ascertained from satellite archival tags. *PLoS One* 8, e76445.

- Arthur, K.E., Kelez, S., Larsen, T., Choy, C.A. y Popp, B.N. (2014). Tracing the biosynthetic source of essential amino acids in marine turtles using  $\delta^{13}\text{C}$  fingerprints. *Ecology* 95, 1285–93.
- Baglin Jr, R.E. (1982). Reproductive biology of western Atlantic bluefin tuna. *Fishery bulletin* 80, 121-134.
- Bănaru, D., Carlotti, F., Barani, A., Grégori, G., Neffati, N. y Harmelin-Vivien, M. (2014). Seasonal variation of stable isotope ratios of size-fractionated zooplankton in the Bay of Marseille (NW Mediterranean Sea). *Journal of plankton research* 36, 145–156.
- Battaglia, P., Andaloro, F., Consoli, P., Esposito, V., Malara, D., Musolino, S., Pedà, C. y Romeo, T. (2012). Feeding habits of the Atlantic bluefin tuna, *Thunnus thynnus* (L. 1758), in the central Mediterranean Sea (Strait of Messina). *Helgoland Marine Research* 67, 97–107.
- Baum, J.K. y Worm, B. (2009). Cascading top-down effects of changing oceanic predator abundances. *Journal of Animal Ecology* 78, 699–714.
- Bearhop, S., Adams, C.E., Waldron, S., Fuller, R.A. y Macleod, H. (2004). Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology* 73, 1007–1012.
- Bigelow, H.B. y Schroeder, W.C. (1953). Fishes of the Gulf of Maine. *Fish Bull* 53:1-577.
- Bizzarro, J.J., Robinson, H.J., Rinewalt, C.S. y Ebert, D.A. (2007). Comparative feeding ecology of four sympatric skate species off central California, USA. *Environmental Biology of Fishes* 80, 197–220.

- Blanke, C., Chikaraishi, Y., Takizawa, Y., Steffan, S.A., Dharampal, P. y Vander-Zanden, M.J., (2017). Comparing compound-specific and bulk stable nitrogen isotope trophic discrimination factors across multiple freshwater fish species and diets. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*.
- Block, B.A., Dewar, H., Blackwell, S.B., Williams, T.D., Prince, E.D, Farwell, C.J., Boustany, A.M., Teo, S.L.H., Seitz, A., Walli A. y Fudge, D. (2001). Migratory movements, depth preferences, and thermal biology of Atlantic bluefin tuna. *Science* 293, 1310–1314.
- Block, B.A., Teo, S.L.H., Walli, A., Boustany, A.M., Stokesbury, J.W., Farwell, C.J., Weng, K.C., Dewar H. y Williams, T.D. (2005). Electronic tagging and population structure of Atlantic bluefin tuna. *Nature* 434, 1121–1127.
- Boecklen, W.J., Yarnes, C.T., Cook, B.A. y James, A.C. (2011). On the use of stable isotopes in trophic ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42, 411–440.
- Bosc, E., Bricaud, A. y Antoine, D. (2004). Seasonal and interannual variability in algal biomass and primary production in the Mediterranean Sea, as derived from 4 years of SeaWiFS observations. *Global Biogeochemical Cycles* 18, GB1005.
- Boschung Jr, H.T. (1966). The occurrence of the common bonito, *Sarda sarda*, in the northern Gulf of Mexico. *Transactions of the American Fisheries Society* 95, 227–228.

- Bouillon, S., Connolly, R.M. y Gillikin, D.P. (2011). Use of stable isotopes to understand food webs and ecosystem functioning in estuaries. *Treatise on Estuarine and Coastal Science* 7, 143-173.
- Boustany, A.M., Reeb, C.A. y Block, B.A. (2008). Mitochondrial DNA and electronic tracking reveal population structure of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*). *Marine Biology* 156, 13–24.
- Bowes, R.E. y Thorp, J.H. (2015). Consequences of employing amino acid vs. bulk-tissue, stable isotope analysis: a laboratory trophic position experiment. *Ecosphere* 6, 1–12.
- Bradley, C.J., Madigan, D.J., Block, B.A. y Popp, B.N. (2014). Amino acid isotope incorporation and enrichment factors in pacific bluefin tuna, *Thunnus orientalis*. *PLoS One*, 9:e85818.
- Buencuerpo, V., Rios, S. y Morón, J. (1998). Pelagic sharks associated with the swordfish, *Xiphias gladius*, fishery in the eastern North Atlantic Ocean and the Strait of Gibraltar. *Fishery Bulletin* 96, 667–685.
- Burkhardt, S., Riebesell, U. y Zondervan, I. (1999). Effects of growth rate, CO<sub>2</sub> concentration, and cell size on the stable carbon isotope fractionation in marine phytoplankton. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 63, 3729–3741.
- Butler, C.M., Rudershausen, P.J. y Buckel, J.A. (2010). Feeding ecology of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in North Carolina: diet, daily ration, and consumption of Atlantic menhaden (*Brevoortia tyrannus*). *Fishery Bulletin* 108, 56–69.

- Campana, S.E. (2004). Photographic Atlas of Fish Otoliths of the Northwest Atlantic Ocean. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences* 133, 1-284.
- Campo, D., Mostarda, E., Castriota, L., Scarabello, M.P. y Andaloro, F. (2006). Feeding habits of the Atlantic bonito, *Sarda sarda* (Bloch, 1793) in the southern Tyrrhenian sea. *Fisheries Research* 81, 169–175.
- Cañadas, A. y Sagarminaga, R. (2000). The northeastern Alboran Sea, an important breeding and feeding ground for the long-finned pilot whale (*Globicephala melas*) in the Mediterranean Sea. *Marine Mammal Science* 16, 513–529.
- Cañadas, A., Sagarminaga, R., De Stephanis, R., Urquiola, E. y Hammond, P.S. (2005). Habitat preference modelling as a conservation tool: proposals for marine protected areas for cetaceans in southern Spanish waters. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15, 495–521.
- Cardona, L., De Quevedo, I.Á., Borrell, A. y Aguilar, A. (2012). Massive consumption of gelatinous plankton by Mediterranean apex predators. *PLoS One* 7, e31329.
- Carey, F.G. y Gibson, Q.H. (1983). Heat and oxygen exchange in the rete mirabile of the bluefin tuna, *Thunnus thynnus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 74, 333–342.
- Carey, F.G., Kanwisher, J.W. y Stevens, E.D. (1984). Bluefin tuna warm their viscera during digestion. *Journal of Experimental Biology* 109, 1–20.

- Carlsson, J., McDowell, J.R., Díaz-Jaimes, P., Carlsson, J.E.L., Boles, S.B., Gold, J.R. y Graves, J.E. (2004). Microsatellite and mitochondrial DNA analyses of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus thynnus*) population structure in the Mediterranean Sea. *Molecular Ecology* 13, 3345–3356.
- Cartes, J.E., Papiol, V. y Guijarro, B. (2008). The feeding and diet of the deep-sea shrimp *Aristeus antennatus* off the Balearic Islands (Western Mediterranean): Influence of environmental factors and relationship with the biological cycle. *Progress in Oceanography* 79, 37–54.
- Castriota, L., Pipitone, C., Campagnuolo, S., Romanelli, M., Potoschi, A. y Andaloro, F. (2007). Diet of *Coryphaena hippurus* (Coryphaenidae) associated with FADs in the Ionian and Southern Tyrrhenian Seas. *Cybium* 31, 435–441.
- Catalán, I.A., Tejedor, A., Alemany, F. y Reglero, P. (2011). Trophic ecology of Atlantic bluefin tuna *Thunnus thynnus* larvae. *Journal of Fish Biology* 78, 1545–1560.
- Caut, S., Angulo, E. y Courchamp, F. (2008). Caution on isotopic model use for analyses of consumer diet. *Canadian Journal of Zoology* 86, 438–445.
- Chase, B.C. (2002). Differences in diet of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) at five seasonal feeding grounds on the New England continental shelf. *Fishery Bulletin* 100, 168–180.
- Cheney, R.E. y Doblar, R.A. (1982). Structure and variability of the alboran sea frontal system. *Journal of Geophysical Research* 87, 585–594.
- Chikaraishi, Y., Kashiya, Y., Ogawa, N.O., Kitazato, H. y Ohkouchi, N. (2007). Metabolic control of nitrogen isotope composition of amine acids in

- macroalgae and gastropods: implications for aquatic food web studies. *Marine Ecology Progress Series* 342, 85–90.
- Chikaraishi, Y., Ogawa, N.O., Kashiyama, Y., Takano, Y., Suga, H., Tomitani, A., Miyashita, H., Kitazato, H. y Ohkouchi, N. (2009). Determination of aquatic food-web structure based on compound-specific nitrogen isotopic composition of amino acids. *Limnology and Oceanography: Methods* 7, 740–750.
  - Chikaraishi, Y., Steffan, S.A., Takano, Y. y Ohkouchi, N. (2015). Diet quality influences isotopic discrimination among amino acids in an aquatic vertebrate. *Ecology and Evolution* 5, 2048–2059.
  - Chouvelon, T., Spitz, J., Caurant, F., Mèndez-Fernandez, P., Chappuis, A., Laugier, F., Goff, E.L. y Bustamante, P. (2012). Revisiting the use of  $\delta^{15}\text{N}$  in meso-scale studies of marine food webs by considering spatio-temporal variations in stable isotopic signatures. The case of an open ecosystem: the Bay of Biscay (north-east Atlantic). *Progress in Oceanography* 101, 92–105.
  - Christensen, V. y Pauly, D. (1992a). A guide to ECOPATH II software system (version 2.1). *International Center for Living Aquatic Resources software* 6, 72.
  - Christensen, V. y Pauly, D. (1992b). ECOPATH II—a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological modelling* 61, 169–185.
  - Clarke, M.R. (1986). A Handbook for the identification of cephalopod beaks. Clarendon Press, Oxford.
  - Clarke, K.R. y Gorley, R.N. (2006). *PRIMER-E v6: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth.



- Clementz, M.T. y Koch, P.L. (2001). Differentiating aquatic mammal habitat and foraging ecology with stable isotopes in tooth enamel. *Oecologia* 129, 461–472.
- Cole, J. y McGlade, J. (1998). Clupeoid population variability, the environment and satellite imagery in coastal upwelling systems. *Reviews in fish biology and fisheries* 8, 445–471.
- Collette, B.B. (1978). Adaptations y systematics of the mackerels and tunas. *The physiological ecology of tunas*, 7–39.
- Collette, B.B. (1999). Mackerels, molecules, and morphology. *5th Indo-Pac Fish Conference Noumea, Société Française d’Ichtyologie* 1999, 149–164.
- Collette, B.B., Reeb, C.A. y Block, B.A. (2001). Systematics of the tunas and mackerels (Scombridae). *Tuna: Physiology, Ecology and Evolution. Fish physiology* 19
- Colwell, R.K. (2009). EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples Version 8.2, User’s Guide and application (published at: <http://purl.oclc.org/estimates>)
- Compeán-Jimenez, G. y Bard, F.X. (1983). Growth increments on dorsal spines of eastern Atlantic bluefin tuna, *Thunnus thynnus*, and their possible relation to migration patterns. *NOAA Technical Report NMFS* 8, 77–86.
- Consoli, P., Romeo, T., Battaglia, P., Castriota, L., Esposito, V. y Andaloro, F. (2008). Feeding habits of the albacore tuna *Thunnus alalunga* (Perciformes, Scombridae) from central Mediterranean Sea. *Marine Biology* 155, 113–120.

- Corrales, X., Coll, M., Tecchio, S., Bellido, J.M., Fernández, Á.M. y Palomera, I. (2015). Ecosystem structure and fishing impacts in the northwestern Mediterranean Sea using a food web model within a comparative approach. *Journal of Marine Systems* 148, 183–199.
- Corriero, A., Karakulak, F.S., Santamaria, N., Deflorio, M., Spedicato, D., Addis, P., Desantis, S., Cirillo, F., Fenech-Farrugia, A., Vassallo-Agius, R., De la Serna, J.M., Oray, Y., Cau, A., Megalofonou, P. y De Metrio, G. (2005). Size and age at sexual maturity of female bluefin tuna (*Thunnus thynnus* L. 1758) from the Mediterranean Sea. *Journal of Applied Ichthyology* 21, 483–486.
- Cort, J.L. y Abaunza, P. (2015). The Fall of the Tuna Traps and the Collapse of the Atlantic Bluefin Tuna, *Thunnus thynnus* (L.), Fisheries of Northern Europe from the 1960s. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture* 23, 346–373.
- Costa, G.C. (2009). Predator size, prey size, and dietary niche breadth relationships in marine predators. *Ecology* 90, 2014–2019.
- Costello, M.J. (1990). Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. *Journal of Fish Biology* 36, 261–263.
- Culurgioni, J., Mele, S., Merella, P., Addis, P., Figus, V., Cau, A., Karakulak, F.S. y Garippa, G. (2014). Metazoan gill parasites of the Atlantic bluefin tuna *Thunnus thynnus* (Linnaeus) (Osteichthyes: Scombridae) from the Mediterranean and their possible use as biological tags. *Folia parasitologica* 61, 148-156.

- De la Serna, J.M., Alot, E., Majuelos, E. y Rioja, P. (2004). La migración trófica post-reproductiva del atún rojo (*Thunnus thynnus*) a través del Estrecho de Gibraltar. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 56, 1196–1209.
- De Stephanis, R., Giménez, J., Esteban, R., Gauffier, P., García-Tiscar, S., Sinding, M.H.S. y Verborgh, P. (2015). Mobbing-like behavior by pilot whales towards killer whales: a response to resource competition or perceived predation risk? *Acta ethologica* 18, 69–78.
- Dede, A., Salman, A. y Tonay, A.M. (2015). Stomach contents of by-caught striped dolphins (*Stenella coeruleoalba*) in the eastern Mediterranean Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1–7.
- Demir, M. (1963). Synopsis of biological data on bonito, *Sarda sarda* (Bloch). *FAO Fisheries Report* 6, 101-129.
- DeNiro, M.J. y Epstein, S. (1977). Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. *Science* 197, 261–263.
- DeNiro, M.J. y Epstein, S. (1978). Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et cosmochimica acta* 42, 495–506.
- DeNiro, M.J. y Epstein, S. (1981). Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et cosmochimica acta* 45, 341–351.
- Descolas-Gros, C. y Fontugne, M. (1990). Stable carbon isotope fractionation by marine phytoplankton during photosynthesis. *Plant, Cell & Environment* 13, 207–218.

- Díaz-Arce, N., Arrizabalaga, H., Murua, H., Irigoien, X. y Rodríguez-Ezpeleta, N. (2016). RAD-seq derived genome-wide nuclear markers resolve the phylogeny of tunas. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 102, 202-207.
- Diaz, G.A. (2011). A revision of western Atlantic bluefin tuna age of maturity derived from size samples collected by the Japanese longline fleet in the Gulf of Mexico (1975–1980). *ICCAT Collected Volume of Scientific Papers* 66, 1216–1226.
- Dickhut, R.M., Deshpande, A.D., Cincinelli, A., Cochran, M.A., Corsolini, S., Brill, R.W., Secor, D.H. y Graves, J.E. (2009). Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) population dynamics delineated by organochlorine tracers. *Environmental science & technology* 43, 8522–8527.
- Dickson, K.A. y Graham, J.B. (2004). Evolution and consequences of endothermy in fishes. *Physiological and Biochemical Zoology* 77, 998–1018.
- Ellis, G. (2012). Compound-Specific Stable Isotopic Analysis of Protein Amino Acids: Ecological Applications in Modern and Ancient Systems. Tesis doctoral, University of South Florida.
- Esteban, R., Verborgh, P., Gauffier, P., Giménez, J., Afán, I., Cañadas, A., García, P., Murcia, J.L., Magalhaes, S., Andreu, I. y De Stephanis, R. (2014). Identifying key habitat and seasonal patterns of a critically endangered population of killer whales. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 94, 1317–1325.

- Esteban, R., Verborgh, P., Gauffier, P., Giménez, J., Foote, A.D. y De Stephanis, R. (2016). Maternal kinship and fisheries interaction influence killer whale social structure. *Behavioral ecology and sociobiology* 70, 111–122.
- Estrada, J.A., Lutcavage, M.E. y Thorrold, S.R. (2005). Diet and trophic position of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) inferred from stable carbon and nitrogen isotope analysis. *Marine Biology* 147, 37–45.
- Estrada, M. (1991). Phytoplankton assemblages across a NW Mediterranean front: changes from winter mixing to spring stratification. *Oecologia Aquatica* 10, 157–185.
- Estrada, M. (1996). Primary production in the northwestern Mediterranean. *Scientia Marina* 60, 55–64.
- Fanelli, E., Rey, J., Torres, P. y Gil De Sola, L. (2009). Feeding habits of blackmouth catshark *Galeus melastomus* Rafinesque, 1810 and velvet belly lantern shark *Etmopterus spinax* (Linnaeus, 1758) in the western Mediterranean. *Journal of Applied Ichthyology* 25, 83–93.
- Fantle, M.S., Dittel, A.I., Schwalm, S.M., Epifanio, C.E. y Fogel, M.L. (1999). A food web analysis of the juvenile blue crab, *Callinectes sapidus*, using stable isotopes in whole animals and individual amino acids. *Oecologia* 120, 416–426.
- Farquhar, G.D., Ehleringer, J.R. y Hubick, K.T. (1989). Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual review of plant biology* 40, 503–537.
- Farrugio, H. (1977). Données préliminaires sur la pêche au thon rouge au filet tournant en Méditerranée Française. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 6, 245–252.

- Ferrer-Palou, L., Medina, A., Goñi, N., Arrizabalaga, H. y Varela, J.L. (2015). Biología trófica del atún rojo (*Thunnus thynnus*) de edad 0+ en el sur del Mar Tirreno. *VII Foro Iberoamericano de los recursos marinos y la acuicultura*, 237-548.
- Ferry, L.A. y Cailliet, G.M. (1996). Sample size and data analysis: are we characterizing and comparing diet properly? (eds D. Mackinlay y K. Shearer). *Feeding ecology and nutrition in fish. Proceedings of the Symposium on the Feeding Ecology and Nutrition in Fish*, San Francisco, United States: American Fisheries Society, 70–81.
- Fletcher, N., Batjakas, I.E. y Pierce, G.J. (2013). Diet of the Atlantic bonito *Sarda sarda* (Bloch, 1793) in the Northeast Aegean Sea. *Journal of Applied Ichthyology* 29, 1030–1035.
- Font, J., Rousseau, S., Shirasago, B., García-Górriz, E. y Haney, R.L. (2002). Mesoscale variability in the Alboran Sea: Synthetic aperture radar imaging of frontal eddies. *Journal of Geophysical Research* 107, 3059.
- Froese, R. y Pauly, D. (2010). FishBase. [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org) (acceso 15 Octubre 2014).
- Fromentin, J.M. (2002). Descriptive analysis of the ICCAT bluefin tuna tagging database. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 54, 353–362.
- Fromentin, J.M. y Powers, J. (2005). Atlantic bluefin tuna: population dynamics, ecology, fisheries and management. *Fish and Fisheries* 6, 281–306.

- Fromentin, J.-M. y Lopuszanski, D. (2014). Migration, residency, and homing of bluefin tuna in the western Mediterranean Sea. *ICES Journal of Marine Science* 71, 510–518.
- Fry, B. (2006). *Stable Isotope Ecology*. Springer, New York.
- Galuardi, B., Royer, F., Golet, W.J., Logan, J.M., Neilson, J. y Lutcavage, M.E. (2010). Complex migration routes of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) question current population structure paradigm. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 67, 966–976.
- Gannes, L.Z., O'Brien, D.M. y Martínez del Rio, C.M. (1997). Stable isotopes in animal ecology: Assumptions, caveats, and a call for more laboratory experiments. *Ecology* 78, 1271–1276.
- Gannes, L.Z., Martínez del Rio, C.M. y Koch, P.L. (1998). Natural Abundance Variations in Stable Isotopes and their Potential Uses in Animal Physiological Ecology. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 119, 725–737.
- Ganzedo, U., Zorita, E., Solari, A.P., Chust, G., Del Pino, A.S., Polanco, J. y Castro, J.J. (2009). What drove tuna catches between 1525 and 1756 in southern Europe? *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 66, 1595–1604.
- García, A., Cortés, D., Ramírez, T., Fehri-Bedoui, R., Alemany, F., Rodríguez, J.M., Carpena, A. y Álvarez, J. (2006). First data on growth and nucleic acid and protein content of field-captured Mediterranean bluefin (*Thunnus thynnus*) and albacore (*Thunnus alalunga*) tuna larvae: a comparative study. *Scientia Marina* 70, 67–78.

- García, A., Cortés, D., Quintanilla, J.M., Ramirez, T., Quintanilla, L., Rodríguez, J.M. y Alemany, F. (2013). Climate-induced environmental conditions influencing interannual variability of Mediterranean bluefin (*Thunnus thynnus*) larval growth. *Fisheries Oceanography* 22, 273–287.
- Giannoulaki, M., Iglesias, M., Tugores, M.P., Bonanno, A., Patti, B. De Felice, A., Leonori, I., Bigot, J.L., Ticina, V., Pyrounaki, M.M., Tsagarakis, K., Machias, A., Somarakis, S., Schismenou, E., Quinci, E., Basilone, G., Cuttitta, A., Campanella, F., Miguel, J., Oñate, D., Roos D. y Valavanis, V. (2013). Characterizing the potential habitat of European anchovy *Engraulis encrasicolus* in the Mediterranean Sea, at different life stages. *Fisheries Oceanography* 22, 69–89.
- Gibbs Jr, R.H. y Collette, B.B. (1967). Comparative anatomy and systematics of the tunas, genus *Thunnus*. *Fishery Bulletin* 66, 65-130.
- Gil, J. (2010). Spanish information about the red seabream (*Pagellus bogaraveo*) fishery in the Strait of Gibraltar region. A CopeMed II contribution to the SRWG on shared demersal resources. Ad hoc scientific working group between Morocco and Spain on *Pagellus bogaraveo* in the Gibraltar Strait area (Málaga, Spain. 22 July, 2010). GCP/INT/028/SPA-GCP/INT/006/EC. *CopeMed II Occasional Paper* N° 2: 30 pp.
- Giraldez, A. y Abad, R. (1995). Aspects on the reproductive biology of the Western Mediterranean anchovy from the coasts of Malaga (Alboran Sea). *Scientia Marina* 59, 15–23.



- Goñi, N., Logan, J.M., Arrizabalaga, H., Jarry, M. y Lutcavage, M.E. (2011). Variability of albacore (*Thunnus alalunga*) diet in the Northeast Atlantic and Mediterranean Sea. *Marine Biology* 158, 1057–1073.
- Graham, B.S. (2008). Trophic dynamics and movements of tuna in the tropical Pacific Ocean inferred from stable isotope analyses. Tesis doctora, University of Hawaii.
- Graham, B.S., Koch, P.L., Newsome, S.D., McMahon, K.W. y Aurióles, D. (2010). Using isoscapes to trace the movements and foraging behavior of top predators in oceanic ecosystems. In: Isoscapes. *Springer*, 299–318.
- Griffiths, S.P., Fry, G.C., Manson, F.J. y Pillans, R.D. (2007). Feeding dynamics, consumption rates and daily ration of longtail tuna (*Thunnus tonggol*) in Australian waters, with emphasis on the consumption of commercially important prawns. *Marine and Freshwater Research* 58, 376–397.
- Griffiths, S.P., Kuhnert, P.M., Fry, G.F. y Manson, F.J. (2009). Temporal and size-related variation in the diet, consumption rate, and daily ration of mackerel tuna (*Euthynnus affinis*) in neritic waters of eastern Australia. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 66, 720–733.
- Guglielmo, L., Marabello, F. y Vanucci, S. (1995). The role of the mesopelagic fishes in the pelagic food web of the Strait of Messina. In: The Straits of Messina ecosystem. Proceedings of Symposium held in Messina, 223–246.
- Halver, J.E. (2002). The Vitamins. *Fish nutrition* 3<sup>rd</sup> Edition. Academic Press, San Diego, 61-141.

- Härkönen, T. (1986). Guide to the otoliths of the bony fishes of the northeast Atlantic. Danbiu ApS. Biological consultants, Hellerup, Denmark, 256.
- Heinisch, G., Corriero, A., Medina, A., Abascal, F.J., De la Serna, J.M., Vassallo-Agius, R., Belmonte, A., García, A., De la Gándara, F., Fauvel, C., Bridges, C.R., Mylonas, C.C., Karakulak, F.S., Oray, I., De Metrio, G., Rosenfeld, H. y Gordin, H. (2008). Spatial-temporal pattern of bluefin tuna (*Thunnus thynnus* L. 1758) gonad maturation across the Mediterranean Sea. *Marine Biology* 154, 623–630.
- Hill, M.O. (1973). Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences. *Ecology* 54, 427–432.
- Hobson, K.A. (1999). Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: A review. *Oecologia* 120, 314–326.
- Hoffman, J.C. y Sutton, T.T. (2010). Lipid correction for carbon stable isotope analysis of deep-sea fishes. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 57, 956–964.
- Hussey, N.E., MacNeil, M.A., McMeans, B.C., Olin, J.A., Dudley, S.F.J., Cliff, G., Wintner, S.P., Fennessy, S.T. y Fisk, A.T. (2014). Rescaling the trophic structure of marine food webs. *Ecology Letters* 17, 239–250.
- Hyslop, E.J. (1980). Stomach contents analysis-a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17, 411–429.
- ICCAT (International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas) (2010). Manual de ICCAT. Capítulo 2. Descripción de especies. ICCAT, Madrid, 99–118.

- ICCAT (International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas) (2014). Report of the Standing Committee on Research and Statistics (SCRS). *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers*. Madrid. [https://iccat.int/Documents/Meetings/SCRS2015/SCRS\\_PROV\\_ENG.pdf](https://iccat.int/Documents/Meetings/SCRS2015/SCRS_PROV_ENG.pdf) (Acceso 5 Junio de 2015).
- ICCAT (International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas) (2015). Informe del comité permanente de investigación y estadísticas (SCRS). *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers*. [https://www.iccat.int/Documents/Meetings/SCRS2015/SCRS\\_PROV\\_SPA.pdf](https://www.iccat.int/Documents/Meetings/SCRS2015/SCRS_PROV_SPA.pdf) (Acceso 12 diciembre de 2015).
- ICCAT (International Commission for the Conservation of Atlantic Tunas) (2016). Informe del comité permanente de investigación y estadísticas (SCRS). *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers*. [https://www.iccat.int/Documents/Meetings/Docs/2016\\_SCRS\\_SPA.pdf](https://www.iccat.int/Documents/Meetings/Docs/2016_SCRS_SPA.pdf) (Acceso 8 noviembre de 2016).
- Itoh, T., Tsuji, S. y Nitta, A. (2003). Swimming depth, ambient water temperature preference, and feeding frequency of young Pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*) determined with archival tags. *Fishery Bulletin* 101, 535–544.
- Jackson, A.L., Inger, R., Parnell, A.C. y Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology* 80, 595–602.

- Jennings, S., Warr, K. y Mackinson, S. (2002). Use of size-based production and stable isotope analyses to predict trophic transfer efficiencies and predator-prey body mass ratios in food webs. *Marine Ecology Progress Series* 240, 11–20.
- Kallianiotis, A., Sophronidis, K., Vidoris, P. y Tselepides, A. (2000). Demersal fish and megafaunal assemblages on the Cretan continental shelf and slope (NE Mediterranean): seasonal variation in species density, biomass and diversity. *Progress in Oceanography* 46, 429–455.
- Karakulak, F.S., Salman, A. y Oray, I.K. (2009). Diet composition of bluefin tuna (*Thunnus thynnus* L. 1758) in the Eastern Mediterranean Sea, Turkey. *Journal of Applied Ichthyology* 25, 757–761.
- Koched, W., Hattour, A., Alemany, F., García, A. y Said, K. (2013). Spatial distribution of tuna larvae in the Gulf of Gabes (Eastern Mediterranean) in relation with environmental parameters. *Mediterranean Marine Science* 14, 5–14.
- Krebs, C.J. (1989). *Ecological Methodology*. Harper & Row.
- Larsen, T., Ventura, M., Andersen, N., O'Brien, D.M., Piatkowski, U. y McCarthy, M.D. (2013). Tracing Carbon Sources through Aquatic and Terrestrial Food Webs Using Amino Acid Stable Isotope Fingerprinting. *PLoS One* 8.
- Lauzanne, L. (1975). Régimes alimentaires d'*Hydrocyon forskalii* (Pisces, Characidae) dans le lac Tchad et ses tributaires. *Cahiers Orstom, Série Hydrobiologie* 9, 105–121.

- Lleonart, J. y Maynou, F. (2003). Fish stock assessments in the Mediterranean: state of the art. *Scientia Marina* 67, 37–49.
- Lloret, J., Palomera, I., Salat, J. y Solé, I. (2004). Impact of freshwater input and wind on landings of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardina pilchardus*) in shelf waters surrounding the Ebre (Ebro) River delta (north-western Mediterranean). *Fisheries Oceanography* 13, 102–110.
- Logan, J.M., Haas, H., Deegan, L. y Gaines, E. (2006). Turnover rates of nitrogen stable isotopes in the salt marsh mummichog, *Fundulus heteroclitus*, following a laboratory diet switch. *Oecologia* 147, 391–395.
- Logan, J.M., Jardine, T.D., Miller, T.J., Bunn, S.E., Cunjak, R. A. y Lutcavage, M.E. (2008). Lipid corrections in carbon and nitrogen stable isotope analyses: Comparison of chemical extraction and modelling methods. *Journal of Animal Ecology* 77, 838–846.
- Logan, J.M., Rodríguez-Marín, E., Goñi, N., Barreiro, S., Arrizabalaga, H., Golet, W.J. y Lutcavage, M.E. (2011). Diet of young Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in eastern and western Atlantic foraging grounds. *Marine Biology* 158, 73–85.
- Logan, J.M., Golet, W.J. y Lutcavage, M.E. (2015). Diet and condition of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the Gulf of Maine, 2004–2008. *Environmental Biology of Fishes* 98, 1411–1430.
- Lorrain, A., Graham, B.S., Ménard, F., Popp, B.N., Bouillon, S., Van Breugel, P. y Cherel, Y. (2009). Nitrogen and carbon isotope values of individual amino

- acids: a tool to study foraging ecology of penguins in the Southern Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 391, 293–306.
- Lutcavage, M.E., Brill, R.W., Skomal, G.B., Chase, B.C. y Howey, P.W. (1999). Results of pop-up satellite tagging of spawning size class fish in the Gulf of Maine: do North Atlantic bluefin tuna spawn in the mid-Atlantic? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56, 173–177.
  - Lutcavage, M.E., Brill, R.W., Skomal, G.B., Chase, B.C., Goldstein, J.L. y Tutein, J. (2000). Tracking adult North Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the northwestern Atlantic using ultrasonic telemetry. *Marine Biology* 137, 347–358.
  - Macko, S.A., Estep, M.L.F., Engel, M.H. y Hare, P.E. (1986). Kinetic fractionation of stable nitrogen isotopes during amino acid transamination. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 50, 2143–2146.
  - Madigan, D.J., Litvin, S.Y., Popp, B.N., Carlisle, A.B., Farwell, C.J. y Block, B.A. (2012). Tissue turnover rates and isotopic trophic discrimination factors in the endothermic teleost, Pacific bluefin tuna (*Thunnus orientalis*). *PLoS One* 7, e49220.
  - Magurran, A. E. (1988). Ecology diversity and its measurement. Princeton University Press, New Jersey.
  - Maldeniya, R. (1996). Food consumption of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, in Sri Lankan waters. *Environmental Biology of Fishes* 47, 101–107.

- Marina, P., Rodríguez, J.M., Laiz-Carrión, R. y García, A. (2015). Spatial and temporal distribution of the larval fish assemblage of the bay of Málaga (Western Mediterranean). Resúmenes sobre el VIII Simposio MAI15, Málaga.
- Martínez del Rio, C.M. y Wolf, B.O. (2005). Mass-balance models for animal isotopic ecology. *Physiological and Ecological Adaptations to Feeding in Vertebrates*, 141–174.
- Mather, F.J., Mason, J.M. y Jones, A. (1995). Historical document: life history and fisheries of Atlantic bluefin tuna. U.S. Department of Commerce, NOAA Technical Memorandum, NMFS-SEFSC 370, 165.
- McClelland, J. W. y Montoya, J.P. (2002). Trophic relationships and the nitrogen isotopic composition of amino acids in plankton. *Ecology* 83, 2173–2180.
- McClelland, J.W., Holl, C.M. y Montoya, J.P. (2003). Relating low  $\delta^{15}\text{N}$  values of zooplankton to  $\text{N}_2$ -fixation in the tropical North Atlantic: insights provided by stable isotope ratios of amino acids. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 50, 849–861.
- McMahon, K.W., Fogel, M.L., Elsdon, T.S. y Thorrold, S.R. (2010). Carbon isotope fractionation of amino acids in fish muscle reflects biosynthesis and isotopic routing from dietary protein. *Journal of Animal Ecology* 79, 1132–1141.
- McMahon, K.W., Thorrold, S.R., Elsdon, T.S. y McCarthy, M.D. (2015). Trophic discrimination of nitrogen stable isotopes in amino acids varies with diet quality in a marine fish. *Limnology and Oceanography* 60, 1076–1087.

- McMahon, K.W. y McCarthy, M.D. (2016). Embracing variability in amino acid  $\delta^{15}\text{N}$  fractionation: mechanisms, implications, and applications for trophic ecology. *Ecosphere* 7.
- Medina, A, Goñi, N., Arrizabalaga, H. y Varela, J.L. (2015). Feeding patterns of age-0 bluefin tuna in the western Mediterranean inferred from stomach-content and isotope analyses. *Marine Ecology Progress Series* 527, 193–204.
- Meissner, A.M., MacLeod, C.D., Richard, P., Ridoux, V. u Pierce, G. (2012). Feeding ecology of striped dolphins, *Stenella coeruleoalba*, in the north-western Mediterranean Sea based on stable isotope analyses. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 92, 1677–1687.
- Ménard, F., Stéquert, B., Rubin, A., Herrera, M. y Marchal, É. (2000). Food consumption of tuna in the Equatorial Atlantic Ocean: FAD-associated versus unassociated schools. *Aquatic Living Resources* 13, 233–240.
- Ménard, F., Lorrain, A., Potier, M. y Marsac, F. (2007). Isotopic evidence of distinct feeding ecologies and movement patterns in two migratory predators (yellowfin tuna and swordfish) of the western Indian Ocean. *Marine Biology* 153, 141–152.
- Minagawa, M. y Wada, E. (1984). Stepwise enrichment of  $^{15}\text{N}$  along food chains: Further evidence and the relation between  $\delta^{15}\text{N}$  and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48, 1135–1140.
- Miura, K. y Goto, A.S. (2012). Stable nitrogen isotopic fractionation associated with transamination of glutamic acid to aspartic acid: implications for



- understanding  $^{15}\text{N}$  trophic enrichment in ecological food webs. *Researches in organic geochemistry* 28, 13–17.
- Miyashita, S., Sawada, Y., Okada, T., Murata, O. y Kumai, H. (2001). Morphological development and growth of laboratory-reared larval and juvenile *Thunnus thynnus* (Pisces: Scombridae). *Fishery Bulletin* 99, 601–617.
  - Mohan, J.A., Smith, S.D., Connelly, T.L., Attwood, E.T., McClelland, J.W., Herzka, S.Z. y Walther, B.D. (2016). Tissue-specific isotope turnover and discrimination factors are affected by diet quality and lipid content in an omnivorous consumer. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 479, 35–45.
  - Moore, J.W. y Semmens, B.X. (2008). Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models. *Ecology Letters* 11, 470–480.
  - Newsome, S.D., Marínez del Río, C.M., Bearhop, S. y Phillips, D.L. (2007). A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5, 429–436.
  - O'Brien, D.M., Fogel, M.L. y Boggs, C.L. (2002). Renewable and nonrenewable resources: amino acid turnover and allocation to reproduction in Lepidoptera. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99, 4413–4418.
  - O'Leary, M.H. (1981). Carbon isotope fractionation in plants. *Phytochemistry* 20, 553–567.
  - Olafsdottir, D., MacKenzie, B.R., Chosson-P, V. e Ingimundardottir, T. (2016). Dietary evidence of mesopelagic and pelagic foraging by Atlantic bluefin tuna

- (*Thunnus thynnus* L.) during autumn migrations to the Iceland Basin. *Frontiers in Marine Science* 3, 108.
- Olivar, M.P., Bernal, A., Molí, B., Peña, M., Balbín, R., Castellón, A., Miquel, J. y Massutí, E. (2012). Vertical distribution, diversity and assemblages of mesopelagic fishes in the western Mediterranean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 62, 53–69.
  - Olson, R.J. y Boggs, C.H. (1986). Apex Predation by Yellowfin Tuna (*Thunnus albacares*): Independent Estimates from Gastric Evacuation and Stomach Contents, Bioenergetics, and Cesium Concentrations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43, 1760–1775.
  - Olson, R.J. y Mullen, A.J. (1986). Recent developments for making gastric evacuation and daily ration determinations. In: Contemporary studies on fish feeding: the proceedings of GUTSHOP'84. Springer, pp 183–192.
  - Olson, R.J., Popp, B.N., Graham, B.S., López-Ibarra, G.A., Galván-Magaña, F., Lennert-Cody, C.E., Bocanegra-Castillo, N., Wallsgrove, N.J., Gier, E., Alatorre-Ramírez, V., Ballance, L.T. y Fry, B. (2010). Food-web inferences of stable isotope spatial patterns in copepods and yellowfin tuna in the pelagic eastern Pacific Ocean. *Progress in Oceanography* 86, 124–138.
  - Olson, R.J., Young, J.W., Ménard, F., Potier, M., Allain, V., Goñi, N., Logan, J.M. y Galván-Magaña, F. (2016). Bioenergetics, Trophic Ecology, and Niche Separation of Tunas. *Advances in Marine Biology* 74, 199-344.

- Palomera, I., Olivar, M.P., Salat, J., Sabatés, A., Coll, M., Garcia, A. y Morales-Nin, B. (2007). Small pelagic fish in the NW Mediterranean Sea: an ecological review. *Progress in Oceanography* 74, 377–396.
- Parnell, A.C., Inger, R., Bearhop, S. y Jackson, A.L. (2008). SIAR: stable isotope analysis in R. R package version 3.
- Parnell, A.C., Inger, R., Bearhop, S. y Jackson, A.L. (2010). Source Partitioning Using Stable Isotopes: Coping with Too Much Variation. *PLoS One* 5, e9672.
- Parnell, A.C., Phillips, D.L., Bearhop, S., Semmens, B.X., Ward, E.J., Moore, J.W., Jackson, A.L., Grey, J., Kelly, D.J. y Inger, R. (2013). Bayesian stable isotope mixing models. *Environmetrics* 24, 387–399.
- Parrilla, G. y Kinder, T. (1987). Oceanografía física del mar de Alborán. *Boletín Instituto Español de Oceanografía*. 4, 133–165.
- Peterson, B.J. y Fry, B. (1987). Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual review of ecology and systematics* 18, 293–320.
- Pleizier, N.K., Campana, S.E., Schallert, R.J., Wilson, S.G. y Block, B.A. (2012). Atlantic Bluefin Tuna (*Thunnus thynnus*) Diet in the Gulf of St. Lawrence and on the Eastern Scotian Shelf. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science* 44, 67–76.
- Polonio, V., Canoura, J., Gil, J., Farias, C., Burgos, C. y Sobrino, I. (2008). Hábito alimenticio del voraz (*Pagellus bogaraveo*) en aguas del Estrecho de Gibraltar. Presentado en el XV Iberian Symposium of Marine Biology Studies, Madeira 2008.

- Polunin, N.V.C., Morales-Nin, B., Pawsey, W.E., Cartes, J.E., Pinnegar, J.K. y Moranta, J. (2001). Feeding relationships in Mediterranean bathyal assemblages elucidated by stable nitrogen and carbon isotope data. *Marine Ecology Progress Series* 220, 13–23.
- Popp, B.N., Laws, E.A., Bidigare, R.R., Dore, J.E., Hanson, K.L. y Wakeham, S.G. (1998). Effect of phytoplankton cell geometry on carbon isotopic fractionation. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 62, 69–77.
- Popp, B.N., Trull, T., Kenig, F., Wakeham, S.G., Rust, T.M., Tilbrook, B., Griffiths, B., Wright, S.W., Marchant, H.J., Bidigare, R.R. y Laws, E.A. (1999). Controls on the carbon isotopic composition of Southern Ocean phytoplankton. *Global Biogeochemical Cycles* 13, 827–843.
- Popp, B.N., Graham, B.S., Olson, R.J., Hannides, C.C.S., Lott, M.J., López-Ibarra, G.A., Galván-Magaña, F. y Fry, B. (2007). Insight into the trophic ecology of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, from compound-specific nitrogen isotope analysis of proteinaceous amino acids. *Isotopes as Indicators of Ecological Change*, 173–190.
- Post, D.M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83, 703–718.
- Post, D.M., Layman, C.A., Arrington, D.A., Takimoto, G., Quattrochi, J. y Montana, C.G. (2007). Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia* 152, 179–189.

- Pusineri, C., Vasseur, Y., Hassani, S., Meynier, L., Spitz, J. y Ridoux, V. (2005). Food and feeding ecology of juvenile albacore, *Thunnus alalunga*, off the Bay of Biscay: A case study. *ICES Journal of Marine Science* 62, 116–122.
- Quetglas, A., Carbonell, A. y Sánchez, P. (2000). Demersal continental shelf and upper slope cephalopod assemblages from the Balearic Sea (north-western Mediterranean). Biological aspects of some deep-sea species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 50, 739–749.
- Quintanilla, J.M., Laiz-Carrión, R., Uriarte, A. y García, A. (2015). Influence of trophic pathways on daily growth patterns of western Mediterranean anchovy *Engraulis encrasicolus* larvae. *Marine Ecology Progress Series* 531, 263–275.
- R Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing R. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Australia. <http://www.r-project.org>. (Acceso 15 diciembre 2015).
- Rau, G.H., Riebesell, U. y Wolf-Gladrow, D. (1996). A model of photosynthetic  $^{13}\text{C}$  fractionation by marine phytoplankton based on diffusive molecular  $\text{CO}_2$  uptake. *Oceanographic Literature Review* 11, 1094.
- Reglero, P., Urtizberea, A., Torres, A.P., Alemany, F. y Fiksen, Ø. (2011). Cannibalism among size classes of larvae may be a substantial mortality component in tuna. *Marine Ecology Progress Series* 433, 205–219.
- Reglero, P., Ciannelli, L., Alvarez-Berastegui, D., Balbín, R., López-Jurado, J.L. y Alemany, F. (2012). Geographically and environmentally driven spawning distributions of tuna species in the western Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series* 463, 273–284.

- Reina-Hervas, J.A. y Serrano, P. (1987). Structural and seasonal variations of inshore fish populations in Málaga Bay, Southeastern Spain. *Marine Biology* 95, 501–508.
- Rey-Salgado, J.C. (1978). Interrelation des populations de thon rouge (*Thunnus thynnus* L.) entre l’Atlantique et la Méditerranée. Actes de colloques CNEXO 8, 87-103.
- Rey-Salgado, J.C., Alot, E. y Ramos, A. (1984). Sinopsis biológica del bonito, *Sarda sarda* (Bloch), del Mediterráneo y Atlántico Este. *ICCAT Collective Volume of Scientific Papers* 20, 469–502.
- Riccioni, G., Landi, M., Ferrara, G., Milano, I., Cariani, A., Zane, L., Sella, M., Barbujani, G. y Tinti, F. (2010). Spatio-temporal population structuring and genetic diversity retention in depleted Atlantic bluefin tuna of the Mediterranean Sea. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107, 2102–2107.
- Riccioni, G., Stagioni, M., Landi, M., Ferrara, G., Barbujani, G. y Tinti, F. (2013). Genetic structure of bluefin tuna in the Mediterranean Sea correlates with environmental variables. *PloS One* 8, e80105.
- Richardson, D.E., Marancik, K.E., Guyon, J.R., Lutcavage, M.E., Galuardi, B., Lam, C.H., Walsh, H.J., Wildes, S., Yates, D.A. y Hare, J.A. (2016). Discovery of a spawning ground reveals diverse migration strategies in Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113, 3299-3304.

- Robbins, C.T., Felicetti, L.A. y Sponheimer, M. (2005). The effect of dietary protein quality on nitrogen isotope discrimination in mammals and birds. *Oecologia* 144, 534–540.
- Rodríguez-Marin, E., Ortiz, M., de Urbina, J.M.O., Quelle, P., Walter, J., Adib, N., Addis, P., Alot, E., Andrushchenko, I., Deguara, S., Di Natale, A., Gatt, M., Golet, W., Karakulak, F.S, Kimoto, A., Macias, D., Saber, S., Neves-Santos, M. y Zarrad, R. (2015). Atlantic Bluefin Tuna (*Thunnus thynnus*) Biometrics and Condition. *PloS One* 10, e0141478.
- Rodríguez-Roda, J. (1964). Biología del Atún, *Thunnus thynnus* (L.), de la costa sudatlántica de España. *Investigación Pesquera* 25, 33–146.
- Rodríguez-Roda, J. (1966). Estudio de la bacoreta, *Euthynnus alletteratus* (Raf.), bonito, *Sarda sarda* (Bloch) y melva *Auxis thazard* (Lac.), capturados por las almadrabas españolas. *Investigacion Pesquera* 30, 247–292.
- Rodríguez-Roda, J. (1967). Fecundidad del atún, *Thunnus thynnus* (L.), de la costa sudatlántica de España. *Investigacion Pesquera* 31, 35–52.
- Rodríguez-Roda, J. (1969). Los atunes jóvenes y el problema de sus capturas masivas. *Publicación Técnica. Junta de Estudios de Pesca* 8, 159–162.
- Rodríguez, F.P.C., Castel, J.M., Guzmán, J.L., Delgado, M., Mena, Y., Alcalde, M.J. y González, P. (2005). Bases de la producción animal. Universidad de Córdoba, Universidad de Sevilla y Universidad de Huelva. Servicio de publicaciones.
- Rooker, J.R., Bremer, J.R.A., Block, B.A., Dewar, H., De Metrio, G., Corriero, A., Kraus, R.T., Prince, E.D., Rodríguez-Marin, E. y Secor, D.H. (2007). Life

history and stock structure of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*). *Reviews in Fisheries Science* 15, 265-310.

- Rooker, J.R., Secor, D.H., DeMetrio, G., Kaufman, A.J., Ríos, A.B. y Tičina, V. (2008). Evidence of trans-Atlantic movement and natal homing of bluefin tuna from stable isotopes in otoliths. *Marine Ecology Progress Series* 368, 231–239.
- Sabadel, A.J.M., Woodward, E.M.S., Van Hale, R. y Frew, R.D. (2016). Compound-specific isotope analysis of amino acids: A tool to unravel complex symbiotic trophic relationships. *Food Webs* 6, 9–18.
- Sabatés, A., Olivar, M.P., Salat, J., Palomera, I. y Alemany, F. (2007). Physical and biological processes controlling the distribution of fish larvae in the NW Mediterranean. *Progress in Oceanography* 74, 355–376.
- Salat, J. (1996). Review of hydrographic environmental factors that may influence anchovy habitats in northwestern Mediterranean. *Scientia marina* 60, 21–32.
- Salman, A. y Karakulak, F.S. (2009). Cephalopods in the diet of albacore, *Thunnus alalunga*, from the eastern Mediterranean. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 89, 635–640.
- Sánchez, P., Belcari, P. y Sartor, P. (1998). Composition and spatial distribution of cephalopods in two north-western Mediterranean areas. *South African Journal of Marine Science* 20, 17–24.
- Sanz Brau, A. (1990). Sur la nourriture des jeunes thons rouges *Thunnus thynnus* (L. 1758) des côtes du Golfe de Valence. *Rapports Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la Mer Méditerranée* 32, 274.



- Sanzo, L. (1932). Uova e primi stadi larvali di *Pelamys sarda* Cuvier e Valenc. *Memoria Comitato Talassogi Italia* 188, 3–9.
- Sarà, G. y Sarà, R. (2007). Feeding habits and trophic levels of bluefin tuna *Thunnus thynnus* of different size classes in the Mediterranean Sea. *Journal of Applied Ichthyology* 23, 122–127.
- Saraux, C., Fromentin, J.M., Bigot, J.L., Bourdeix, J.H., Morfin, M., Roos, D., Van-Beveren, E. y Bez, N. (2014). Spatial structure and distribution of small pelagic fish in the northwestern Mediterranean sea. *PloS One* 9, e111211.
- Sardou, J., Etienne, M. y Andersen, V. (1996). Seasonal abundance and vertical distributions of macroplankton and micronekton in the Northwestern Mediterranean Sea. *Oceanologica acta* 19, 645–656.
- Sarhan, T. (2000). Upwelling mechanisms in the northwestern Alboran Sea. *Journal of Marine Systems* 23, 317–331.
- Sassa, C., Tsukamoto, Y., Yamamoto, K. y Tokimura, M. (2010). Spatio-temporal distribution y biomass of *Benthoosema pterotum* (Pisces: Myctophidae) in the shelf region of the East China Sea. *Marine Ecology Progress Series* 407, 227–241.
- Scott, M., Chivers, S., Olson, R.J., Fiedler, P. y Holland, K. (2012). Pelagic predator associations: tuna and dolphins in the eastern tropical Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 458, 283–302.
- Sella, M. (1924). Caratteri differenziali di giovani stadi di *Orcynus thynnus* Ltkn. *O. alalonga* Risso, *Auxis bisus* Bp. Rendiconti Atti della Reale Accademia Nazionale del Lincei Serie 5, 33, 300–305.

- Shannon, C.E. y Weaver, W. (1963). The Mathematical Theory of Communication. University of Illinois Press, Urbana, Illinois, 125.
- Sillières, P. (1997). Baelo Claudia: una ciudad romana de la Bética. Junta de Andalucía-Casa de Velázquez, Madrid.
- Sinopoli, M., Pipitone, C., Campagnuolo, S., Campo, D., Castriota, L., Mostarda, E. y Andaloro, F. (2004). Diet of young-of-the-year bluefin tuna, *Thunnus thynnus* (Linnaeus, 1758), in the southern Tyrrhenian (Mediterranean) Sea. *Journal of Applied Ichthyology* 20, 310–313.
- Sorell, J.M., Varela, J.L., Goñi, N., Macías, D., Arrizabalaga, H. y Medina, A. (2017). Diet and consumption rate of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the Strait of Gibraltar. *Fisheries Research* 188, 112–120.
- Stanichny, S., Tigny, V., Stanichnaya, R. y Djenidi, S. (2005). Wind driven upwelling along the African coast of the Strait of Gibraltar. *Geophysical Research Letters* 32, (L04604).
- Steele, K.W. y Daniel, R.M. (1978). Fractionation of nitrogen isotopes by animals: a further complication to the use of variations in the natural abundance of  $^{15}\text{N}$  for tracer studies. *The Journal of Agricultural Science* 90, 7–9.
- Steffan, S.A., Chikaraishi, Y., Horton, D.R., Ohkouchi, N., Singleton, M.E., Miliczky, E., Hogg, D.B. y Jones, V.P. (2013). Trophic hierarchies illuminated via amino acid isotopic analysis. *PLoS One* 8, e76152.
- Stergiou, K.I. y Karpouzi, V.S. (2002). Feeding habits and trophic levels of Mediterranean fish. *Reviews in fish biology and fisheries* 11, 217–254.

- Syväranta, J. y Rautio, M. (2010). Zooplankton, lipids and stable isotopes: importance of seasonal, latitudinal, and taxonomic differences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 67, 1721–1729.
- Syväranta, J., Lensu, A., Marjomäki, T.J., Oksanen, S. y Jones, R.I. (2013). An Empirical Evaluation of the Utility of Convex Hull and Standard Ellipse Areas for Assessing Population Niche Widths from Stable Isotope Data. *PLoS One* 8, e56094.
- Tintoré, J., Gomis, D., Alonso, S. y Parrilla, G. (1991). Mesoscale Dynamics and Vertical Motion in the Alborán Sea. *Journal of Physical Oceanography* 21, 811–823.
- Tokeshi, M. (1991) Graphical analysis of predator feeding strategy and prey importance. *Freshwater Forum* 1, 179–183.
- Tseng, M.C., Shiao, J.C. y Hung, Y.H. (2011). Genetic identification of *Thunnus orientalis*, *T. thynnus*, and *T. maccoyii* by a cytochrome b gene analysis. *Environmental Biology of Fishes* 91, 103–115.
- Tugores, M.P., Iglesias, M., Díaz, N., Oñate, D., Miquel, J. y Giráldez, A. (2010). Latitudinal and interannual distribution of the European anchovy (*Engraulis encrasicolus*) and sardine (*Sardina pilchardus*) in the western Mediterranean, and sampling uncertainty in abundance estimates. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 67, 1574–1586.
- Tugores, M.P., Giannoulaki, M., Iglesias, M., Bonanno, A., Ticina, V., Leonori, I., Machias, A., Tsagarakis, K., Díaz, N., Giráldez, A., Patti, B., De Felice, A., Basilone, G. y Valavanis, V. (2011). Habitat suitability modelling for sardine

*Sardina pilchardus* in a highly diverse ecosystem: the Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series* 443, 181–205.

- Tugores, M.P., Iglesias, M., Oñate, D. y Miquel, J. (2016). Spatial distribution, sampling precision and survey design optimisation with non-normal variables: The case of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment in Spanish Mediterranean waters. *Progress in Oceanography* 141, 168–178.
- Tuset, V.M., Lombarte, A. y Assis, C.A. (2008). Otolith atlas for the western Mediterranean, north and central eastern Atlantic. *Scientia Marina* 72, 7–198.
- Valencia-Vila, J. (2013). Variación estacional del fitoplancton en una estación nerítica del Canal de Mallorca (Mediterráneo Occidental): 2000-2001. Tesis doctoral, Universidade da Coruña.
- Valinassab, T., Pierce, G.J. y Johannesson, K. (2007). Lantern fish (*Benthosema pterotum*) resources as a target for commercial exploitation in the Oman Sea. *Journal of Applied Ichthyology* 23, 573–577.
- Valls, M., Olivar, M.P., de Puellas, M.L.F., Molí, B., Bernal, A. y Sweeting, C.J. (2014). Trophic structure of mesopelagic fishes in the western Mediterranean based on stable isotopes of carbon and nitrogen. *Journal of Marine Systems* 138, 160–170.
- Van-Beveren, E., Fromentin, J. M., Bonhommeau, S., Nieblas, A.E., Metral, L., Brisset, B., Jusup, M., Bauer, R.K., Brosset, P. y Sarau, C. (2017). Prey predator interactions in the face of management regulations: changes in Mediterranean small pelagics are not due to increased tuna predation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*.

- Vanderklift, M.A. y Ponsard, S. (2003). Sources of variation in consumer-diet  $\delta^{15}\text{N}$  enrichment: a meta-analysis. *Oecologia* 136, 169–182.
- Varela, J.L., Larrañaga, A. y Medina, A. (2011). Prey-muscle carbon and nitrogen stable-isotope discrimination factors in Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 406, 21–28.
- Varela, J.L., De la Gándara, F., Ortega, A. y Medina, A. (2012).  $^{13}\text{C}$  and  $^{15}\text{N}$  analysis in muscle and liver of wild and reared young-of-the-year (YOY) Atlantic bluefin tuna. *Aquaculture* 354–355, 17–21.
- Varela, J.L., Rodríguez-Marín, E. y Medina, A. (2013). Estimating diets of pre-spawning Atlantic bluefin tuna from stomach content and stable isotope analyses. *Journal of Sea Research* 76, 187–192.
- Varela, J.L., Rodríguez-Marín, E., Ruiz, M. y Medina, A. (2014). Feeding habits of young bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the Bay of Biscay inferred from stomach-content and stable-isotope analyses. *Marine Biodiversity Records* 7, e119.
- Varela, J.L., Ortega, A., De la Gándara, F. y Medina, A. (2015). Effects of starvation on  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  in Atlantic bonito, *Sarda sarda* (Bloch, 1973). *Aquaculture Research* 46, 2043–2047.
- Varela, J.L., Intriago, K.M., Flores, J.C. y Lucas-Pilozo, presentado para su publicación. Size-related shifts in feeding habits of juvenile yellowfin tuna (*Thunnus albacares*) in Ecuador Waters. *Marine Biology*.

- Varghese, S.P. y Somvanshi, V.S. (2016). Feeding ecology and consumption rates of yellowfin tuna *Thunnus albacares* (Bonnaterre, 1788) in the eastern Arabian Sea. *Indian Journal of Fisheries* 63, 16-26.
- Vestheim, H. y Kaartvedt, S. (2009). Vertical migration, feeding and colouration in the mesopelagic shrimp *Sergestes arcticus*. *Journal of Plankton Research* 31, 1427–1435.
- Viñas, J., Gordo, A., Fernández-Cebrián, R., Pla, C., Vahdet, Ü. i Araguas, R.M. (2011). Facts and uncertainties about the genetic population structure of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the Mediterranean. Implications for fishery management. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 21, 527–541.
- Vokshoori, N.L., Larsen, T. y McCarthy, M.D. (2014). Reconstructing  $\delta^{13}\text{C}$  isoscapes of phytoplankton production in a coastal upwelling system with amino acid isotope values of littoral mussels. *Marine Ecology Progress Series* 504, 59–72.
- Walli, A., Teo, S.L.H., Boustany, A.M., Farwell, C.J., Williams, T.D., Dewar, H., Prince, E.D. y Block, B.A. (2009). Seasonal movements, aggregations and diving behavior of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) revealed with archival tags. *PLoS One* 4.
- Walsh, R.G., He, S. y Yarnes, C.T. (2014). Compound-specific  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  analysis of amino acids: a rapid, chloroformate-based method for ecological studies. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 28, 96–108.

- Wang, D.P., Vieira, M.E.C., Salat, J., Tintore, J. y La Violette, P.E. (1988). A shelf/slope frontal filament off the northeast Spanish coast. *Journal of Marine Research* 46, 321–332.
- Weng, J.S., Lee, M.A., Liu, K.M., Hsu, M.S., Hung, M.K. y Wu, L.J. (2015). Feeding Ecology of Juvenile Yellowfin Tuna from Waters Southwest of Taiwan Inferred from Stomach Contents and Stable Isotope Analysis. *Marine and Coastal Fisheries* 7, 537–548.
- Wilson, S.G., Lutcavage, M.E., Brill, R.W., Genovese, M.P., Cooper, A.B. y Everly, A.W. (2005). Movements of bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) in the northwestern Atlantic Ocean recorded by pop-up satellite archival tags. *Marine biology* 146, 409–423.
- Wolf, N., Carleton, S.A. y Martínez del Río, C.M. (2009). Ten years of experimental animal isotopic ecology. *Functional Ecology* 23, 17–26.
- WORMS Editorial Board, 2016. *World Register of Marine Species*. Disponible en <http://www.marinespecies.org/index.php>. Acceso 23-03-2016.
- Yoshida, H.O. (1980) Synopsis of biological data on bonitos of the genus *Sarda*. *NOAA Technical Report NMFS Circular* 432, 50.
- Young, J.W., Lamb, T.D., Le, D., Bradford, R.W. y Whitelaw, A.W. (1997). Feeding ecology and interannual variations in diet of southern bluefin tuna *Thunnus maccoyii*, in relation to coastal and oceanic waters off eastern Tasmania, Australia. *Environmental Biology of Fishes* 50, 275–291.
- Young, J.W., Guest, M.A., Lansdell, M., Phleger, C.F. y Nichols, P.D. (2010a). Discrimination of prey species of juvenile swordfish *Xiphias gladius* (Linnaeus,

- 1758) using signature fatty acid analyses. *Progress in Oceanography* 86, 139–151.
- Young, J.W., Lansdell, M.J., Campbell, R.A., Cooper, S.P., Juanes, F. y Guest, M.A. (2010b). Feeding ecology and niche segregation in oceanic top predators off eastern Australia. *Marine Biology* 157, 2347–2368.
  - Yúfera, M., Ortiz-Delgado, J.B., Hoffman, T., Siguero, I., Urup, B. y Sarasquete, C. (2014). Organogenesis of digestive system, visual system and other structures in Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) larvae reared with copepods in mesocosm system. *Aquaculture* 426–427, 126–137.
  - Vander-Zanden, M.J. y Rasmussen, J.B. (2001). Variation in  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  trophic fractionation: implications for aquatic food web studies. *Limnology and oceanography* 46, 2061–2066.
  - Zarrad, R., Alemany, F., Rodríguez, J.M., Jarboui, O., López-Jurado, J.L. y Balbin, R. (2013). Influence of summer conditions on the larval fish assemblage in the eastern coast of Tunisia (Ionian Sea, Southern Mediterranean). *Journal of Sea Research* 76, 114–125.